

РУКОВОДСТВО ПО РАЗВЕДЕНИЮ ЖИВОТНЫХ

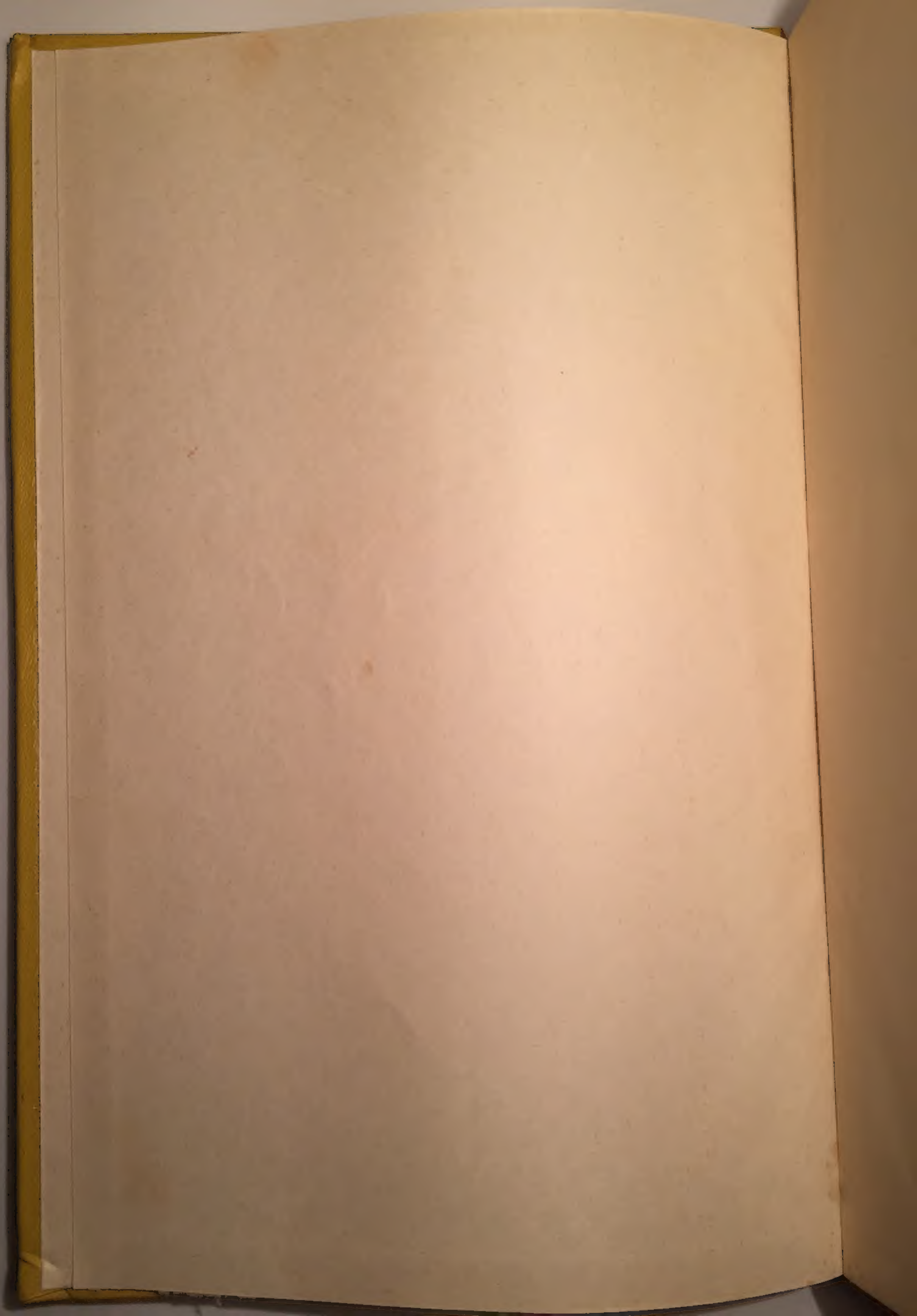
Том 2

**ГЕНЕТИЧЕСКИЕ
ОСНОВЫ
ПРОДУКТИВНОСТИ
И СЕЛЕКЦИИ**

РУКОВОДСТВО
ПО РАЗВЕДЕНИЮ
ЖИВОТНЫХ







ИЗДАТЕЛЬСТВО
СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННОЙ
ЛИТЕРАТУРЫ,
ЖУРНАЛОВ И ПЛАКАТОВ

HANDBUCH DER TIERZÜCHTUNG

*In drei Bänden
unter Mitwirkung von zahlreichen Mitarbeitern
herausgegeben von*

Dr. JOHN HAMMOND
Cambridge

Prof. Dr. IVAR JOHANSSON
Uppsala

Prof. Dr. FRITZ HARING
Göttingen

ZWEITER BAND

HAUSTIERGENETIK

Herausgegeben von
Prof. Dr. IVAR JOHANSSON
Uppsala

РУКОВОДСТВО ПО РАЗВЕДЕНИЮ ЖИВОТНЫХ

ТОМ II

ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ПРОДУКТИВНОСТИ И СЕЛЕКЦИИ

Составитель и редактор
И. ИОГАНССОН

Перевод с немецкого под редакцией и с предисловием
доктора биологических наук
проф. Х. Ф. КУШНЕРА

МОСКВА — 1963

ОТ ИЗДАТЕЛЬСТВА

Во II томе руководства освещены генетические основы продуктивности животных и их практическое значение, а также дан обзор генетических теорий и методов разведения в историческом разрезе. Специальный раздел отводится обсуждению факторов изменчивости качественных и количественных признаков, имеющих особое хозяйственное значение. Кроме того, рассмотрены методы отбора и подбора и практическое применение генетической теории при разведении различных видов с.-х. животных. В заключение приведены результаты наиболее выдающихся работ по улучшению животных и указаны возможные пути дальнейших исследований.

Книга рассчитана как на научных, так и на практических работников в области биологии и практического животноводства.

Перевод с немецкого
Н. А. РУМЯНЦЕВОЙ

ОГЛАВЛЕНИЕ

ЧАСТЬ I

ОБЩИЕ ОСНОВЫ РАЗВЕДЕНИЯ ДОМАШНИХ ЖИВОТНЫХ

| | |
|---|----|
| Предисловие к русскому изданию | 5 |
| Глава первая. Исторический обзор теорий и методов разведения до XX в., проф. д-р С. Берге | 9 |
| I. Теории и методы разведения животных до 1900 г. | 9 |
| Древние и средние века (до XVII в.) | 9 |
| Восемнадцатый век | 11 |
| Учение о константности (первая половина XIX в.) | 12 |
| Теория устойчивости | 14 |
| Учение об индивидуальной потенции | 15 |
| Формализм в разведении домашних животных | 16 |
| II. История племенных книг | 17 |
| III. Понятие о породе | 19 |
| IV. Поверья и заблуждения | 21 |
| Глава вторая. Современные представления о материальных основах наслед- ственности, проф. д-р И. Иоганссон, доц. д-р О. Венге | 23 |
| I. Законы наследственности Менделя | 24 |
| Простое менделевское наследование (моногибридное расщепление) | 24 |
| Одновременное расщепление по двум или более парам генов (ди- или поли- гибридное расщепление) | 27 |
| Отклонение числовых соотношений при расщеплении. Взаимодействие генов | 29 |
| Количественные признаки | 33 |
| II. Материальные основы наследственности | 34 |
| Клетка | 35 |
| Митотическое деление | 36 |
| Мейотическое деление | 38 |
| Расположение генов в хромосомах. Сцепление и кроссинговер | 41 |
| Гаметогенез и оплодотворение | 45 |
| Число хромосом у различных видов домашних животных | 49 |
| Определение пола и наследование, сцепленное с полом | 50 |
| III. Мутации | 53 |
| Классификация мутаций | 54 |
| Частота мутаций. Индукция мутаций | 57 |
| Жизнеспособность мутантов | 61 |
| IV. Структура и функция генов | 62 |
| Взаимодействие генов | 65 |
| Взаимодействие генов и внешней среды | 66 |
| V. Внехромосомное наследование | 68 |
| Глава третья. Популяционная генетика и наследование количественных при- знаков, д-р А. Робертсон | 71 |
| I. Популяционная генетика | 71 |
| Наследование, сцепленное с полом | 73 |

| | |
|--|----|
| Следствия изоляции отдельных групп животных внутри популяции . . . | 74 |
| Метод путевого анализа | 79 |
| II. Наследование количественных признаков | 79 |
| Определение наследуемости | 83 |
| Использование повторных оценок — повторяемость одного и того же признака | 90 |
| Количественная изменчивость в инбредных популяциях | 91 |
| Корреляция между различными признаками | 91 |

Ч А С Т Ь II

НАСЛЕДОВАНИЕ РАЗЛИЧНЫХ ПРИЗНАКОВ У ДОМАШНИХ ЖИВОТНЫХ

| | |
|--|-----|
| Г л а в а ч е т в е р т а я. Масть и отметины, доц. д-р <i>И. Рендель</i> . . . | 98 |
| I. Пигмент | 99 |
| II. Наследование окраски у млекопитающих | 101 |
| Грызуны | 101 |
| Лошадь | 104 |
| Крупный рогатый скот | 106 |
| Овцы | 115 |
| Свиньи | 120 |
| Норка | 124 |
| Лисица | 126 |
| III. Домашняя птица | 127 |
| Куры | 128 |
| Индейки | 130 |
| Гуси и утки | 131 |
| Г л а в а п я т а я. Группы крови, доц. д-р <i>И. Рендель</i> | 133 |
| I. Определения и методика | 133 |
| II. Группы крови у различных видов домашних животных | 135 |
| Лошадь | 135 |
| Крупный рогатый скот | 135 |
| Овцы | 137 |
| Свиньи | 138 |
| Куры | 138 |
| III. Практическое применение | 139 |
| Проверка отцовства | 139 |
| Исследования близнецов | 141 |
| Группы крови и болезни | 143 |
| Изучение структуры породы, изменений степени инбридинга и связанных с этим других проблем | 144 |
| Изучение сцеплений | 145 |
| Г л а в а ш е с т а я. Анатомические и физиологические дефекты, проф. д-р <i>Э. Лаунгхт</i> | 148 |
| I. Историческая справка | 149 |
| II. Методы изучения наследственных дефектов | 150 |
| III. Изучение типов наследования дефектов | 152 |
| IV. Важнейшие наследственные дефекты разных видов домашних животных | 154 |
| Лошадь | 155 |
| Крупный рогатый скот | 156 |
| Овцы | 161 |
| Козы | 161 |
| Свиньи | 163 |
| Домашний кролик | 165 |
| Пушные звери | 166 |

| | |
|--|------------|
| Домашняя птица | 167 |
| Появление одинаковых наследственных дефектов у разных видов животных | 170 |
| V. Негенетические причины появления дефектов | 172 |
| VI. Общее значение дефектов | 172 |
| Г л а в а с е д ь м а я. Устойчивость к заболеваниям, проф. д-р К. Эрикссон | 174 |
| I. Конституция и устойчивость к заболеваниям | 174 |
| II. Устойчивость к инфекционным болезням | 176 |
| Наследственная устойчивость к инфекционным заболеваниям у лабораторных животных | 177 |
| Врожденная резистентность к инфекционным заболеваниям у кур | 179 |
| Врожденная резистентность к инфекционным заболеваниям у крупных домашних животных | 182 |
| III. Природа приобретенной устойчивости к инфекционным заболеваниям | 184 |
| IV. Наследственная устойчивость и ее роль в борьбе с заболеваниями | 185 |
| Г л а в а в о с ь м а я. Плодовитость, доц. д-р О. Венге | 187 |
| I. Мера плодовитости | 187 |
| II. Бесплодие, приписываемое простым менделирующим факторам | 189 |
| Бесплодие мужских особей | 189 |
| Бесплодие женских особей | 191 |
| III. Интерсексуальность | 195 |
| IV. Плодовитость, определяемая полигенами | 198 |
| Плодовитость мужских особей | 199 |
| Плодовитость женских особей | 200 |
| Эмбриональная смертность | 205 |
| V. Постнатальное развитие | 206 |
| VI. Продолжительность беременности | 208 |
| Г л а в а д е в я т а я. Вымя и молочная продуктивность, проф. д-р Н. Иоганссон | 213 |
| I. Вымя и соски | 214 |
| II. Легкость отдачи молока | 219 |
| Факторы, влияющие на отдачу молока | 220 |
| III. Молочность и жирномолочность | 226 |
| Влияние некоторых факторов окружающей среды на молочность и жирномолочность | 228 |
| Введение поправок при расчете продуктивности с целью исключения изменчивости, обусловленной окружающей средой | 237 |
| Генетически обусловленная изменчивость продуктивности | 238 |
| IV. Форма лактационной кривой | 246 |
| V. Ковариации между различными компонентами молока, а также между ними и величиной удоя | 248 |
| Г л а в а д е с я т а я. Тип телосложения, мясная продуктивность и убойные качества домашних животных, проф. д-р Ф. Харинг | 254 |
| I. Телосложение | 254 |
| II. Мясная продуктивность | 266 |
| III. Способность к росту (рост размеров тела) | 266 |
| IV. Интенсивность роста | 270 |
| V. Оплата корма | 273 |
| VI. Убойные качества | 278 |
| VII. Способность к образованию мяса и отложению жира | 280 |
| VIII. Качество и цвет мяса | 283 |
| IX. Консистенция и цвет жира | 284 |
| X. Соотношение между типом телосложения, способностью к откорму и убойными качествами как основа для селекции по мясной продуктивности | 285 |
| | 549 |

| | |
|---|-----|
| Глава одиннадцатая. Шерстная продуктивность, качество руна и смушковые свойства шкур, <i>Г. Б. Картер</i> | 291 |
| I. Наследование веса руна | 292 |
| II. Наследование признаков, определяющих качество руна | 296 |
| Извитость | 297 |
| Волосистость или медулляция волокон | 298 |
| Качество на ощупь | 300 |
| Окраска руна | 300 |
| Признаки, влияющие на качество руна и смушковые свойства ягнят | 300 |
| III. Детерминанты веса и качества руна | 303 |
| Глава двенадцатая. Наследование продуктивности у домашней птицы, проф. д-р <i>Х. Хаверман</i> | 313 |
| I. Яйценоскость (число яиц) | 313 |
| Индейки | 322 |
| II. Вес яиц | 322 |
| Генетические основы | 325 |
| III. Форма яиц | 327 |
| IV. Строение скорлупы | 328 |
| Окраска скорлупы | 328 |
| Толщина скорлупы | 329 |
| Структура скорлупы | 330 |
| V. Внутренние качества яиц | 331 |
| Белок | 331 |
| Желток | 331 |
| Прочие качественные признаки яиц | 332 |
| VI. Выводимость | 334 |
| VII. Жизнеспособность | 335 |
| VIII. Живой вес, интенсивность роста и телосложение | 337 |
| Глава тринадцатая. Прочие морфологические и физиологические признаки, доц. д-р <i>О. Венге</i> | 347 |
| I. Морфологические признаки | 347 |
| Наличие рогов и комолость | 347 |
| Типы волосяного покрова | 349 |
| Уши и постановка ушей | 351 |
| Карликовость | 351 |
| Форма головы | 353 |
| Форма и дефекты хвоста | 353 |
| Ноги и постановка ног | 354 |
| II. Физиологические особенности | 355 |
| Врожденная порфирия | 355 |
| Типы гемоглобина | 355 |
| Лактоглобулины | 356 |

ЧАСТЬ III

МЕТОДЫ РАЗВЕДЕНИЯ ЖИВОТНЫХ

| | |
|--|-----|
| Глава четырнадцатая. Методы разведения и селекция, проф. д-р <i>И. Иоганссон</i> | 359 |
| I. Селекция и селекционный эффект | 360 |
| Селекция в пределах двух аллельных генов | 361 |
| Селекция при полигенном наследовании | 364 |
| Селекция на устойчивость к заболеваниям и другие «пороговые признаки» | 370 |
| Эффект непрерывной селекции | 371 |
| II. Миграция, мутация и игра случая | 376 |

| | |
|---|------------|
| Миграция | 376 |
| Мутации | 380 |
| Генетический дрейф в маленьких популяциях | 380 |
| III. Системы спариваний | 382 |
| Родство и генетический эффект родственных спариваний | 382 |
| Спаривание по фенотипическому сходству или несходству | 385 |
| IV. Инбридинг и скрещивание в свете экспериментальных исследований | 386 |
| Инцухт перекрестноопыляющихся растений и лабораторных животных | 386 |
| Опыты по инбридингу с домашними животными | 386 |
| Теоретические основы инбридинг-депрессии и жизнеспособности помесей | 405 |
| V. Обзор методов разведения, основывающихся на родстве | 406 |
| Чистопородное разведение | 407 |
| Скрещивание | 408 |
| Повторная селекция на эффект гетерозиса | 410 |
| Межвидовая гибридизация | 412 |
| VI. Определение племенной ценности животного | 413 |
| Фенотип пробанда | 414 |
| Происхождение | 416 |
| «Боковые» родственники (семья) | 417 |
| Испытания по потомству | 420 |
| Селекционный индекс | 430 |
| VII. Испытание на нежелательные рецессивные гены | 433 |
| VIII. Разведение животных с точки зрения взаимодействия между генами, а также между генотипом и окружающей средой | 436 |
| IX. Планирование животноводства | 438 |
| Глава пятнадцатая. Планирование и практика разведения различных видов домашних животных, проф. д-р Г. Лёрчер | 444 |
| I. Разведение лошадей | 445 |
| Направления разведения | 446 |
| Основы племенного отбора | 447 |
| Выбор жеребца и кобылы на племя | 451 |
| Способы разведения | 452 |
| Половая зрелость | 453 |
| Жеребость и выращивание жеребят | 455 |
| Меры по дальнейшему улучшению коневодства | 457 |
| II. Разведение крупного рогатого скота | 457 |
| Цели разведения | 458 |
| Половая зрелость и использование на племя | 459 |
| Племенной ремонт и интенсивность отбора | 460 |
| Отбор животных на племя | 460 |
| Показатели отбора | 461 |
| Оценка происхождения | 461 |
| Оценка телосложения животного и его индивидуальной продуктивности | 465 |
| Оценка телосложения животного и его индивидуальной продуктивности | 469 |
| Плодовитость и жизнеспособность | 469 |
| Испытания по потомству | 473 |
| Способы разведения | 473 |
| Ведение племенных книг | 474 |
| III. Разведение овец | 474 |
| Цели разведения | 475 |
| Шерстная продуктивность | 475 |
| Количество и качество шерсти | 478 |
| Плодовитость и мясная продуктивность | 480 |
| Плодовитость | 482 |
| Молочность | 483 |
| Смушковая продукция | 483 |

| | |
|---|-----|
| Половая зрелость и использование на племя | 483 |
| Выбор животных на племя | 485 |
| Способы разведения | 485 |
| IV. Разведение коз | 487 |
| Плодовитость и соотношение полов | 488 |
| Выбор животных на племя | 489 |
| V. Разведение свиней, диплом. инж.-агроном <i>Ц. Гертуиг</i> | 490 |
| Цели разведения | 490 |
| Мероприятия по разведению свиней | 497 |
| VI. Разведение домашней птицы, диплом. инж.-агроном <i>М. Менци</i> | 505 |
| Цели и планирование птицеводства | 505 |
| Оплодотворяемость | 506 |
| Выводимость | 507 |
| Смертность цыплят | 508 |
| Возраст к началу яйцекладки | 509 |
| Вес яиц | 509 |
| Прочие качества яиц | 510 |
| Число яиц | 512 |
| Живой вес и оплата корма | 513 |
| Другие важные признаки мясных пород | 514 |
| Условия ремонта стада | 515 |
| Определение племенной ценности | 517 |
| Селекция и подбор пар | 518 |
| Практическое разведение | 521 |
| Типы скрещивания | 523 |
| Централизация испытаний продуктивности | 524 |
| VII. Кролики и пушные звери, проф. д-р <i>И. Иоганссон</i> | 524 |
| Кролик | 527 |
| Нутрия | 527 |
| Шиншилла | 527 |
| Лисица | 528 |
| Норка | 531 |
| К вопросу о разведении кроликов и пушных зверей | 536 |
| Г л а в а ш е с т н а д ц а т а я. Современное состояние и перспективы племенного животноводства, проф. д-р <i>И. Иоганссон</i> | 538 |
| I. Успехи, достигнутые в повышении продуктивности животных | 540 |
| II. Исследовательская работа | 542 |
| III. Практические рекомендации | 545 |
| Указатель книг | |

РУКОВОДСТВО ПО РАЗВЕДЕНИЮ ЖИВОТНЫХ, том II.

Редактор и составитель *И. Иоганссон*.

Перевод с немецкого.

Редактор *А. В. Истомина*. Художник *А. И. Ременник*. Художественный редактор *Е. И. Веснова*.
Технические редакторы *А. И. Баллод* и *О. Н. Трухина*.
Корректор *М. И. Бысьев*.

Сдано в набор 2/VII 1963 г. Подписано к печати 24/IX 1963 г. Формат 70×108¹/₁₆.
Печ. л. 34,5 (47,26). Уч.-изд. л. 51,74. Изд. № 2165. Заказ № 935. Цена 3 р. 77 к.

Сельхозиздат, Москва, К-31, ул. Дзержинского, д. 1/19.

Московская типография № 5 Мосгоссовнархоза. Москва, Трехпрудный пер., 9.

ПРЕДИСЛОВИЕ К РУССКОМУ ИЗДАНИЮ

Предлагаемый русский перевод 2-го тома «Руководства по разведению животных» посвящен вопросам генетики и разведения сельскохозяйственных животных. Это, пожалуй, самая капитальная книга из числа монографий, изданных по этим вопросам за последние годы в мировой литературе. Написана она виднейшими учеными Западной Европы и США, которые сами много работают в области генетики и разведения животных и хорошо знакомы со всей основной зарубежной периодической печатью, в которой публикуются статьи по этим вопросам. Хотя книга написана с позиций корпускулярной генетики, однако приведенный в ней огромный фактический материал по наследованию различных признаков сельскохозяйственных животных представляет для советских специалистов несомненный интерес. В первую очередь это, конечно, касается глав, излагающих наследование важнейших хозяйственно полезных признаков: молочности, мясности, шерстности, яйценоскости и т. п. Авторы не ограничиваются здесь анализом лишь дефинитивных признаков (то есть в том виде, как их использует человек для своих потребностей), но и пытаются более глубоко разобраться в отдельных факторах, их определяющих. К ним относится анализ наследования различных компонентов молока, особенностей лактационной кривой, отдельных элементов кожного покрова, определяющих настриг и качество шерсти овец, — факторов, от которых зависят мясная продуктивность, плодовитость, яйценоскость, жизнеспособность и другие хозяйственно полезные признаки животных. Много ценного для теории и практики разведения животных читатель найдет в главах, посвященных наследованию воспроизводительных способностей животных, их устойчивости к неблагоприятным условиям среды и к инфекционным болезням, наследственным аномалиям и др.

Самостоятельный интерес представляет глава, посвященная вопросам иммуногенетики — наследованию групп крови. В нашей стране работы по этой проблеме еще только начинаются, поэтому широким кругам специалистов, незнакомым пока с зарубежными исследованиями в этой области, будет несомненно интересно узнать, как с помощью этих новых приемов генетического анализа удастся в спорных случаях не только установить истинное происхождение животного по материнской и отцовской линии, но и определить уже в раннем возрасте, будет ли двойневая телка,

родившаяся в паре с бычком, плодовой или бесплодной. Большой интерес представляют также исследования по другим смежным вопросам, связанным с этой проблемой (например, о корреляциях между группами крови и продуктивностью, устойчивостью к болезням и т. п.).

Много полезного читатель найдет и в главах о наследовании масти и отметин у животных, а также окраски и скорости оперения у птиц. Эти признаки важны для животноводов не только потому, что они часто являются главным критерием в определении породной принадлежности животного, но и по той причине, что в ряде случаев, как, например, в овцеводстве, кролиководстве, пушном звероводстве, они имеют первостепенное экономическое значение. Без знания закономерностей наследования окраски шерстного покрова, например, у пушных зверей или каракульских овец, здесь могут быть упущены огромные резервы повышения доходности хозяйства.

Довольно много места отведено в книге теоретическим и методическим вопросам селекции животных. В основном они покоятся на теоретических положениях популяционной генетики, из которых, на наш взгляд, наиболее актуальным для вопросов селекции животных является учение о различной степени наследуемости и повторяемости разных хозяйственно полезных признаков животных и птиц. Авторы правильно делают, подчеркивая большую зависимость этих показателей от практикуемых методов их вычисления и необходимость в этой связи соблюдать определенные методические требования. Существенное значение имеет также зависимость коэффициентов наследуемости и повторяемости признаков от состояния племенной работы со стадом и от уровня продуктивности животных. Если не забывать этих методических сторон, то в полной мере вырисовывается значимость умелого использования коэффициентов наследуемости и повторяемости признаков для решения практически важных вопросов о наиболее рациональных приемах селекции по соответствующим признакам (массовый отбор, индивидуальный отбор с оценкой по потомству и т. д.). Нашим читателям будет несомненно интересно узнать о практикуемых сейчас за границей методах племенной оценки производителей по качеству потомства, а также о результатах интенсивно ведущихся во многих странах исследований, направленных на отыскание путей ускорения племенной оценки животных и т. д.

Последние годы, в особенности в американской литературе, издаваемой в основном коммерческими фирмами, а не научными учреждениями, много писалось по вопросу о будто невероятно высокой эффективности так называемой гибридизации инбредных линий в животноводстве. Поверили этому и некоторые наши ученые. Однако с позиций мичуринской генетики теоретическая несостоятельность этих надежд была очевидной. Дело в том, что авторы этих рекомендаций исходили из наивных представлений о том, что инбридинг сам по себе нейтрален для животных, все зависит будто бы от наличия или отсутствия в исходном стаде летальных генов и что если даже таковые имеются, то от них можно будто бы легко избавиться путем систематических близкородственных спариваний типа брат \times сестра в течение 4—5 поколений. Тем самым ожидалось создание «процветающих гомозиготных инбредных линий», для которых инбридинг будто бы уже не страшен, а скрещивание таких линий должно дать необычайно продуктивное гетерозисное потомство.

В связи с этим хочется обратить внимание на приводимое в книге высказывание одного из ведущих английских специалистов в области генетики животных проф. А. Робертсона: «Повышение гомозиготности влечет за собой, разумеется, понижение жизнеспособности, а имеющиеся данные, полученные на многих организмах, убеждают нас в том, что представление о безупречных однородных инцуктированных животных — это фантазия». Объективное экспериментальное исследование этого вопроса вынуждает сейчас подавляющее большинство ученых весьма критически оценивать всю шумиху вокруг идеи «гибридизации» инбредных линий в животноводстве. Именно такой точки зрения придерживается и ряд авторов данной книги, хотя руководствуются они при этом не мичуринскими теоретическими положениями, а выводами из специально проведенных экспериментов и здравым смыслом людей практики, которые отчетливо себе представляют чрезвычайную дороговизну этих методов, даже если они в отдельных случаях и окажутся результативными. В равной мере весьма поучительны, на наш взгляд, приводимые в книге результаты опытов и практических наблюдений, которые ясно говорят об отрицательных последствиях тесного инбридинга у разных видов животных и птиц, особенно в тех случаях, когда такой инбридинг проводился в течение нескольких поколений.

К большому сожалению, авторы такого капитального издания почти полностью обошли вниманием работы русских и советских исследователей по вопросам генетики и селекции животных. Это, конечно, намного обеднило содержание книги. В особенности сильно это обстоятельство дает себя знать в связи с полным игнорированием исследований советских ученых, разрабатывающих проблемы наследственности и изменчивости сельскохозяйственных животных с позиций мичуринской биологии. Достаточно только перечислить эти вопросы, чтобы увидеть, насколько серьезен вклад, сделанный мичуринской генетикой в учение о наследственности и разведении животных, и тем самым убедиться, насколько ущербны книги, игнорирующие это направление в зоотехнической науке. Речь идет об управлении наследственностью животных посредством изменения у них обмена веществ и, в частности, об управлении степенью доминирования различных хозяйственно полезных признаков при скрещивании контрастных пород, об использовании разной степени влияния на потомство наследственности, привносимой со стороны отца и матери. Весьма плодотворным в теоретическом и практическом отношении оказалось мичуринское учение о жизнеспособности организмов. Оно дает не только более приемлемое, чем формальная генетика, объяснение явлениям инбридинг-депрессии и гетерозиса, но и позволило разработать приемы, значительно предотвращающие отрицательные последствия инбридинга в тех случаях, когда к этому методу спариваний приходится прибегать. Оно позволило также разработать эффективные приемы закрепления гетерозиса во втором и последующих поколениях. Весьма интересны работы советских ученых, показавших большое влияние на жизнеспособность и продуктивность потомства возрастного состояния родительских пар, количества и качества спермиев, проникающих в яйцеклетку в процессе оплодотворения (роль факторов поли- и гетероспермии и др.). Большой вклад внесен советскими учеными в разработку проблемы конституции животных и связи интерьерных показателей организма с экстерьерными и про-

дуктивностью, много сделано ими также в области наследственной обусловленности высшей нервной деятельности сельскохозяйственных животных и др. Все эти вопросы оказались обойденными авторами данной книги, и читателю, интересующемуся ими, придется пополнять свои знания из оригинальных работ советских исследователей.

При чтении книги следует иметь в виду, что отдельные ее главы писались разными авторами, что неизбежно привело к некоторым повторениям, а в ряде случаев и к противоречиям, которые остались и в переводе; только в единичных случаях, когда в этом была крайняя необходимость, мы ограничились небольшими подстрочными примечаниями.

Работая над русским изданием книги, мы встретились еще с трудностями другого порядка. Дело в том, что оригинал книги представляет собой по существу сборник работ авторов, писавших свои статьи на разных европейских языках (в том числе английском, шведском) и затем переведенных на немецкий. При переводе этих статей на немецкий язык были допущены серьезные стилистические ошибки, затрудняющие понимание текста, и опечатки, которые в немецком издании книги остались неисправленными. Большинство из подобных ошибок, выявленных при подготовке данного издания, нами исправлено. Однако не исключено, что некоторые из них так и остались незамеченными. Редактор и издательство будут признательны читателям, которые помогут выявить такие оплошности, с тем чтобы о них затем сообщить в нашей периодической советской печати.

Несмотря на отмеченные недостатки, книга несомненно будет полезным пособием для специалистов, работающих в области генетики и разведения сельскохозяйственных животных.

Проф. Х. Ф. КУШНЕР

ЧАСТЬ I

ОБЩИЕ ОСНОВЫ РАЗВЕДЕНИЯ ДОМАШНИХ ЖИВОТНЫХ

ГЛАВА ПЕРВАЯ

Исторический обзор теорий и методов разведения до XX века

Проф. д-р С. Берге

*Институт животноводства и породоведения
Высшей сельскохозяйственной школы Норвегии*

I. Теории и методы разведения животных до 1900 г.

Древние и средние века (до XVII в.)

Следы сознательного и планомерного воздействия человека на домашних животных мы находим уже в древнейших веках. Самым древним учебником по разведению животных является, по-видимому, так называемый текст *К и к к у л и*. Это учебник по разведению и содержанию лошадей, написанный на хеттском языке примерно в 1350 г. до н. э. *К и к к у л и* не был хеттом и свои познания по коневодству приобрел, по-видимому, в странах, расположенных восточнее. Древние греки и римляне имели по сравнению с более поздними веками относительно более развитое животноводство, а методы разведения животных основывались на том, что признаки родителей передаются потомкам.

В поэмах *Горация*, *Виргилия* и других авторов встречается много цитат, из которых мы узнаем, что животноводы древности придавали большое значение хорошим качествам родителей обоего пола.

Аристотель, *Плиний*, *Тацит* и др. ясно указывали в своих трудах на то, что в животноводстве той эпохи проводился планомерный отбор. Из-за особого отношения к лошади и того значения, которое в то время придавалось содержанию лошадей, родословная их ценилась гораздо выше, чем родословная крупного рогатого скота. У Гомера родословная лошадей прослеживается начиная от лошадей мифических персонажей. Как у греков, так и у римлян были конные заводы, где разводили лошадей благородных кровей. Управляющие заводов должны были владеть умением читать призов, выигранных на скачках, регистрировать жеребцов и кобыл, идущих в случку, и даты случек, а также даты рождения приплода. Эти сведения имели огромное значение при купле и продаже лошадей.

Упадок греко-римской культуры привел также к сильному упадку животноводства, особенно скотоводства. В средние века первое место в сельском хозяйстве довольно длительное время занимало растениеводство, разведение домашних животных заметно отставало. В числе тех немногих руководителей по сельскохозяйственному производству, что появились за это время, не было ни одного по ведению родословных и по животноводству вообще. В известном труде, посвященном вопросам управления одним крупным поместьем во времена правления Карла Великого (742—814), совсем не упоминается об оценке животных, отборе их на племя и записи происхождения. Опыт средневекового животноводства в литературе отражен мало,

потому что животноводы принадлежали к тем классам населения, которые из-за отсутствия образования литературной работой не занимались.

В большом труде Конрада фон Геснера собрано много сведений и рекомендаций по разведению домашних животных с древних времен до XVI в. Если мы сравним эти рекомендации с основами современной зоотехнической науки, то едва ли найдем там что-либо из старых тезисов.

Характерно, что во времена средневековья и вплоть до нашей эпохи при обсуждении биологических проблем считалось необходимым прежде всего сослаться на цитату из более старых времен. Древние греки и римляне, особенно Аристотель, очень долго считались непререкаемыми авторитетами в этой области. Самостоятельные исследования практически не проводились, и по многим причинам к ним относились неодобрительно.

Особое положение в эти годы занимает арабское коневодство, сильно отличавшееся по своему характеру от животноводства Европы. Арабы придавали большое значение происхождению разводимых ими лошадей. Так как их разводили главным образом «в чистоте», отчасти с применением инбридинга, то знание происхождения было для этого необходимо. Арабская чистокровная лошадь была получена путем чистого разведения без применения каких-либо скрещиваний. Все арабские лошади происходят от одной единственной линии Кохейлан Адьюс. В 1760 г. Бюффон писал, что арабам известно происхождение их лошадей до очень отдаленных предков и что в отношении кровных животных у них имелись исчерпывающие записи. Они вели учет случек, а при рождении жеребенка составляли заверенную свидетелями карточку с описанием новорожденного и сведениями о его происхождении. Такая карточка при продаже лошадей вручалась ее новому владельцу. Правда, в более поздних сведениях указывается, что такая практика была принята только в городах и проводилась с целью облегчить торговлю малоценными животными. Во всяком случае, это свидетельствует о том, что арабы имели ясное представление о важности племенного отбора.

В Европе вначале появилась литература по коневодству. Первые ценные сведения о конных заводах дал в своей книге Макс Фуггер (1583). Любопытно, что в своих рекомендациях относительно оценки животных он концентрирует внимание на определении места их происхождения. При отборе животных на племя он не придавал никакого значения их родословной. В XVII и в начале XVIII вв. от конных заводов уже требовалось ведение точных записей для определения происхождения животных.

Овцеводство в некоторых странах Европы было более развитым, чем коневодство. Большой известностью пользовались отары овец Франции и Испании. Так как качество шерсти можно было оценить еще при жизни животного, то племенным качествам овец придавалось большое значение.

Несмотря на то, что в европейской литературе XVI—XVII вв. уже освещались вопросы сельского хозяйства, в ней почти ничего не упоминалось о разведении домашних животных, если не считать отдельных рекомендаций по вопросам экономики и содержания. К домашним животным, в особенности к крупному рогатому скоту, относились как к неизбежному злу.

После ввоза в Европу восточных лошадей и их широкого распространения там, в европейском коневодстве наступает перелом. В XVII в. восточные лошади приобретают особо важное значение в коневодстве Англии, причем там используют не только арабских лошадей, но и заимствуют арабские методы разведения, в которых, как уже упоминалось, большой вес имела родословная и «чистые линии». Эти же принципы английские животноводы положили в основу методов разведения других видов домашних животных, что, в свою очередь, способствовало значительному прогрессу английского животноводства в эти годы. Устные сведения о предках животных, как это было принято у арабов, уже не удовлетворяли английских животноводов, и они начали вести подробные записи происхождения, которые наряду с отдельными печатными указаниями служили важными источниками информации о животных.

Восемнадцатый век

В XVIII в. к сельскому хозяйству стали подходить на более научной основе, чем раньше. В университетах Германии и других стран начали читать лекции по прикладным дисциплинам. Эти лекции представляли собой главным образом один из видов производственного обучения рабочих крупных поместий, а также давали соответствующую подготовку служащим, ведавшим доходами из этих поместий,— основным источником существования владетельных князей. Эта эпоха оставила нам богатую литературу по сельскому хозяйству, где обсуждались важные вопросы разведения домашних животных и особенно вопросы разведения крупного рогатого скота. Однако об отборе животных на племя и приемах их оценки там было немного сведений. Вся работа с животными сводилась лишь к увеличению их поголовья. Из немецких авторов, оставивших фундаментальные труды на эту тему, следует назвать К е с т н е р а и Альбрехта Т е р а.

Это была эпоха, в которую жил французский естествоиспытатель Б ю ф ф о н. Он ставил отдельные опыты по межвидовому скрещиванию и рекомендовал его как универсальный метод разведения, утверждая, что при скрещиваниях природа создает свое лучшее. В остальном он сильно переоценивал действие климата на животных и придерживался мнения, что мать обуславливает формирование передней половины тела, шеи и головы. Другие же современные ему авторы утверждали, что формирование этих частей тела обуславливает отец. Эта точка зрения о таком типе связанного с полом наследования ведет свое начало от древних греков. Ее поддерживал затем знаменитый швейцарский ботаник Д е к а н д о л ь (1778—1841), а среди ученых находились и такие, которые защищали ее в XIX в. и в более поздние времена.

В коневодстве и овцеводстве, как упоминалось ранее, были достигнуты большие успехи, чем в других отраслях животноводства, и здесь уже делали попытки определять происхождение животных. Работа с крупным рогатым скотом во всех странах Европы, за исключением Англии, значительно отставала. Причиной этого было ограниченное экономическое значение скотоводства, которое рассматривалось здесь лишь как подспорье растениеводству. В Англии же оно было самостоятельной отраслью. Именно в этот период английское животноводство достигает развития, не имевшего себе равных в других странах. Индустриализация Англии вызвала огромный спрос на продукцию животноводства. Некоторые дальновидные животноводы, первым и наиболее предприимчивым из которых был Р о б е р т Б э к в е л л (1725—1795), чтобы полнее удовлетворить запросы рынка, начали улучшать старые породы домашних животных.

Б э к в е л л работал с овцами и крупным рогатым скотом, а позднее с лошадьми. Работа его увенчалась блестящим успехом. Нам не удалось полностью выяснить, какими методами разведения он пользовался, однако, судя по всему, он сочетал отбор желательных типов из имеющегося очень неоднородного стада с последующим их близкородственным разведением. В 1760 г. он взял на себя управление поместьем Дишли в графстве Лестершир, и выведенные им породы часто получали свое название по месту выведения. Старая, улучшенная им порода овец графства Лестершир была названа новой лестерской овцой или, как чаще говорят, дишлейской овцой. Одна из пород крупного рогатого скота была названа новым лестерским длиннорогим или дишлейским скотом (позднее его называли просто длиннорогим). Спустя столетия эти породы пользовались уже мировой известностью. Местную породу лошадей Б э к в е л л улучшил так, что она стала пригодной для работ в сельском хозяйстве. Таким образом, он первый занялся разведением лошадей для сельскохозяйственного производства, в то время как все крупные конные заводы страны разводили лошадей для военных целей и под верх.

Во второй половине XVII в. по развитию животноводства, и особенно скотоводства, Англия значительно опередила другие страны. За этот период

было опубликовано много замечательных работ английских авторов, в том числе Бредли, Миллса, Калли и Маршалла. И тогда, и в более позднее время работы английских авторов отличались от других работ тем, что они были более обоснованы практически, нежели теоретически. В то время как животноводы европейского континента руководствовались слабо обоснованными теориями и в соответствии с этим планировали развитие животноводства сверху вниз, английские авторы клали в основу своих работ практический опыт. Поэтому их книги, несмотря на отдельные ошибки, были в основном довольно содержательными. Этому принципу они остались верны и в дальнейшем.

Новые английские породы относительно быстро приобрели известность, и такие выдающиеся специалисты конца XVIII в., как Альбрехт Тер, делали многое для того, чтобы ознакомить животноводов Европы с английскими достижениями. Однако их усилия не только не увенчались успехом, но и стали поводом к дискуссии по вопросам инбридинга и константности породы. При этом как-то забыли, что важнейшим в разведении домашних животных является телосложение и продуктивность, и немало времени потребовалось для того, чтобы эти признаки выдвинулись на передний план.

Учение о константности (первая половина XIX в.)

В конце XVIII и начале XIX в. значение животноводства стало возрастать и в Европе. Это вызвало интерес к вопросам племенного дела. Вначале цели разведения были довольно нечеткими. Большинство животноводов стремились вывести новые породы, и в результате проводилось беспорядочное скрещивание старых пород с новыми. Все это соответствовало учению Бюффона, утверждавшего в одном из своих трудов (1780), что только скрещивание самых красивых животных дает возможность в любой местности достигнуть совершенства формы.

К этому времени стали известны успехи английских животноводов в выведении новых пород домашних животных. Это вызвало интерес к методам Бэквелла и др., резко отличавшихся от методов, распространенных на европейском континенте. Английские методы стали изучать и пытались применять на практике. Об этом свидетельствует специальная учебная литература, изданная в Европе. С начала XIX в. почти во всей учебной литературе подробно освещались основные методы разведения животных, применявшиеся в Англии (см. также Крюниц [5]).

Эти методы состояли в оценке предков при отборе животных на племя, инбридинге на лучших животных и отказе от скрещивания с другими породами. Английские породы были созданы путем инбридинга на лучшие типы вместе со строгим отбором животных, предназначенных на племя. При покупке племенных животных большое внимание уделяли породе и происхождению. Животноводы Англии учили, что успех в разведении крупного рогатого скота зависит от качества быков. Этот взгляд был для континента совершенно новым.

Под влиянием английского животноводства в начале XIX в. в Европе возникло учение, распространившееся впоследствии под названием теории константности. Наиболее четко эта теория изложена фон Юстинусом [45] в учебнике по коневодству, где он сформулировал ее сущность в следующем положении: надежность или ненадежность в наследовании признаков зависит от того, являются ли родительские пары «чистыми» или «нечистыми» по происхождению. Это положение легло в основу его системы разведения, которая, правда с некоторыми оговорками, имеет хождение и поныне. Многие известные животноводы поддерживали эту систему и даже применяли ее на практике. Учение о константности было поддержано и развито далее Менцелем, фон Векерлином и Баумейстером (см. Зетгаст [79]).

В 1848 г. государственная экономическая коллегия в Берлине опубликовала статью с изложением теории константности в «Allgemeine Grundsätze», что в значительной мере способствовало распространению этого учения. Содержание упомянутой статьи сводилось к следующему (Энгелер [21]).

1. Природа наделила породы несокрушимой силой наследственности, вследствие чего их свойства неизменны и пребывают вечно одинаковыми.

2. Признак постоянства обусловлен чистотой происхождения. Чем «чище» порода, тем вернее наследование.

3. Самое сильное влияние на потомков оказывают их родители; начиная от прародителей, это влияние ослабевает по восходящей линии.

Эти принципы были приняты всеми, кто в то время занимался освещением вопросов разведения домашних животных в специальной литературе. Учение о константности считалось неувязным и неизменным. Особенно большое значение придавалось тезису о чистоте породы и ее связи с наследственностью. Чистота породы, согласно теории константности, была всегда первой предпосылкой при любом приеме разведения. Чем больше предков было в родословной, тем большей была уверенность в наследовании. Это привело к необходимости строгого учета происхождения.

Теория константности предполагала далее, что нельзя ожидать передачи от родителей к потомкам других признаков, кроме тех, которые присущи породе. Наследоваться могут только признаки, специфические для породы или для линии. Наследование индивидуальных особенностей отрицалось. Отдельные индивидуумы, как выразился Зеттегаст [79], имели значение только постольку, поскольку они принадлежали к определенной породе и были носителями породных признаков. Еще яснее эту точку зрения высказал Баумейстер — один из наиболее горячих сторонников теории константности. «Все особенности, свойственные лишь отдельному животному, а не всей линии, либо совсем не наследуются, либо наследуются неполностью и в последующих поколениях исчезают. Поскольку их не удастся закрепить, они не имеют никакого значения и ценности для животноводства и не ведут к улучшению и облагораживанию, несмотря на то, что у этих отдельных особей они могут быть блестяще выраженными». Следуя этому принципу, животноводы все внимание уделяли главным образом происхождению и большому числу предков.

Разумеется, было в этом учении и зерно истины. Все поголовье домашних животных отличалось большой неоднородностью. Генетическая изменчивость в стадах была очень велика, и лозунг «инбридинг» означал уменьшение изменчивости и создание большей однородности; это и было самым существенным. Вскоре, однако, выяснилось, что выбраковка лучших индивидуумов и использование на племя животных с большой родословной только по тем соображениям, что они принадлежат к чистой породе, причиняет животноводству огромный вред.

Далее, согласно теории константности, считалось, что наследственные задатки распределяются среди потомков в математически равных отношениях. Более отдаленные предки имеют относительно меньшее значение. Наследственное вещество рассматривалось как нечто целое, от которого каждый потомок получал свою определенную, равную с другими, долю. Наследственное вещество потомка складывается из вещества всех предков. Следовательно, потомки подобны своим предкам и будут передавать то же наследственное вещество своим потомкам.

На основе этих предпосылок фон Векерлин разработал метод для определения племенной ценности баранов в отношении передачи потомству тонины шерсти. Этот метод состоял в суммировании влияния предков, причем для каждого поколения эта величина уменьшалась вдвое. Сумма именовалась «долями крови». Тот же принцип был положен в основу математического исчисления степени инбридинга. Согласно Крюницу [50], этими вычислениями пользовались в Англии уже в 1815 г. Впоследствии они были заменены новыми, созданными на генетической основе.

Теория константности распространилась с необыкновенной быстротой по всей Северной и Средней Европе. Она предъявляла к селекционерам настолько невысокие требования, что была воспринята почти автоматически. Все, что было в этом учении верным, довольно легко воспринималось. Оно несло с собой идею необходимости известного однообразия животных. Отрицательным и неправильным было положение о неизменности породных признаков. Один из современников (Зеттегаст) писал, что если бы такое постоянство действительно существовало, то это было бы великим несчастьем, ибо оно увековечивало бы настоящее состояние животноводства и обрекало бы его на полный застой.

Теория устойчивости

Как уже говорилось, теория константности получила очень большое распространение. Многие в ней импонировало большинству животноводов, и ныне еще можно услышать соображения, уходящие своими корнями в эту теорию. Она не противоречила также тогдашним знаниям о наследственности. В Скандинавии теория константности приобрела особую, до известной степени отклоняющуюся формулировку, которая, однако, имела тот же смысл, что и теория константности, и вытекала из нее. Эта новая теория получила название теории устойчивости. Основоположителем ее, а также лучшим ее пропагандистом был профессор В. Прош (1820—1885) — преподаватель Королевской ветеринарной и сельскохозяйственной высшей школы в Копенгагене.

Прош [68] исходил из того, что окружающая природа, будь то неизменная естественная или искусственная среда, в которой должны жить домашние животные, так изменяет этих последних, что они приспособляются к ней и эта приспособленность наследуется потомством. В сущности это учение сочетало в себе учение Ламарка о наследовании приобретенных признаков и требования теории константности к чистоте породы. Прош, между прочим, считал, что английскую чистокровную лошадь сформировали скачки, а датскую породу фредериксборгских лошадей — дрессировка племенных жеребцов и школа верховой езды.

Это утверждение может быть и верным, однако, согласно существующей ныне точке зрения, мы считаем, что изменения типа происходят благодаря существованию наследственной изменчивости, а отбор по продуктивности подхватывает те изменения, которые имеют лучшие наследственные задатки. Прош, напротив, придерживался мнения, что наследственные задатки создавались упражнением.

В своем известном учебнике «Husdyravlens almindelige love» (1861 г.) Прош пишет: «Таким образом, животные развиваются под влиянием внешних природных условий, которые действуют отчасти сами по себе, отчасти через уход и содержание. С течением времени эти условия через следующие друг за другом звенья вызывают достаточно хорошо выраженные изменения или ведут к созданию породы».

Отбор родителей, которые развиваются под действием этих сил и в том же направлении, обеспечивает передачу этих изменений потомству. С возрастом и чистотой породы возрастает стабильность и устойчивость признаков вида, возрастает так называемая константность. Одинаковая выраженность признаков обоих родителей повышает вероятность воспроизведения потомков этого типа не только во всех существенных чертах, но и в правильном и гармоническом их сочетании. Этим самым объем чисто индивидуального или личного сокращается до более узких пределов, но никогда не исчезает полностью, и даже при близкородственных связях, полные сестры и братья могут иметь различную пользовательную и племенную ценность».

Все выделения в тексте сделаны самим Прошем. Приведенная цитата наиболее полно отражает сущность его принципов. Прош был выдаю-

щимся преподавателем, а также во многих отношениях выдающимся ученым: в области зоотехнии в Скандинавии, и учение его имело немало сторонников. Практики утверждали, что издавна адаптированные к местным условиям домашние животные обладают такими наследственными задатками, которые делают их приспособленными к данной местности лучше, чем животных, перевезенных из других областей, с другим климатом и другими природными условиями.

В те годы, когда распространялось это учение, в Норвегии велась большая работа по улучшению сельского хозяйства. В растениеводстве были созданы лучшие методы ухода за культурами и выведены новые сорта; в животноводстве была проделана большая работа по улучшению кормления и содержания животных и строительства животноводческих помещений. Если бы теория оказалась правильной, вера в то, что старые породы домашних животных станут лучшими и в новых условиях, была бы необоснованной. Но ни один из приверженцев этой теории, по-видимому, об этом не думал, а для тех, кто не принимал мер к улучшению стад, устойчивость животных служила источником самоуспокоения.

Если быть вполне последовательным, то для каждой области с иным климатом и иными природными условиями требовались бы свои собственные породы. Именно так и произошло в Норвегии, где природа и климат в отдельных областях сильно варьируют. Отстаивалось мнение, что имеются породы, которые хорошо приспособлены к местным условиям и что скрещивать их не следует. Позднее выяснилось, что между этими породами нет значительных различий, и их стали объединять.

Теория устойчивости была сама по себе очень привлекательна, и ее легко было пропагандировать. Она имела особо много сторонников среди представителей старого поколения. В Норвегии она занимала господствующее положение до 20-х годов и была сломлена лишь после интенсивной работы, проведенной государственным советником по вопросам племенного дела Хр. Вридтом.

Учение об индивидуальной потенции

Людам, которые имели возможность вести наблюдения за животными, было нетрудно опровергнуть ошибочные положения теории константности. Вскоре она подверглась критике со стороны специалистов. Наиболее сурово ее критиковали два выдающихся представителя зоотехнической науки Герман Зеттегаст (1819—1908) и Герман фон Натуснус (1809—1879).

В 1861 г. Зеттегаст опубликовал работу, в которой он, критикуя теорию константности, выдвинул свою теорию индивидуальной потенции. Это новая теория была построена на том, что отдельные выдающиеся животные оказывали значительно большее влияние на потомство, и это свойство не было связано с возрастом породы. Не имела значения также чистота происхождения животного. Эту способность животного стойко передавать свои признаки по наследству Зеттегаст назвал индивидуальной потенцией. Когда позднее узнали о явлениях доминантности и эпистазы, стало ясно, почему учение Зеттегаста поневоле было признано правильным.

Для Зеттегаста не составляло никакого труда привести примеры того, как отдельные выдающиеся производители, обладавшие «индивидуальной потенцией», оказали сильное влияние на многие известные линии. Свою точку зрения он излагает в учебнике по животноводству, увидевшему свет в 1868 г. и получившему широкое распространение далеко за пределами Германии. Тот факт, что отдельным животным после этого стали придавать большее значение, чем раньше, способствовало значительному прогрессу животноводства. Зеттегаст был сторонником ставшего в те годы известным эволюционного учения Дарвина и позднее строил на нем свои теории.

Вторым ведущим ученым, занимавшимся вопросами генетики домашних животных и отрицавшим теорию константности, был Герман фон Натусус. В течение многих лет он играл ведущую роль в животноводческом хозяйстве Германии. Он подчеркивал, что физиологические (количественные) признаки племенных животных, такие, как скорость роста и подобные им, могут быть весьма различными и также могут наследоваться. В этом большая заслуга Натусуса, так как на эти признаки в противоположность экстерьеру раньше обычно не обращали никакого внимания.

В 1860 г. Герман фон Натусус опубликовал свою работу «О константности в животноводстве», в которой подверг критике теорию константности. Более поздняя его книга «Лекции о скотоводстве и познании пород» вышла во многих изданиях и имела большое значение для зоотехнической науки. В отдельных вопросах он был противником Дарвина, во всем же остальном строил свои положения на опыте английского животноводства.

Герман фон Натусус вместе со своими братьями Вильгельмом и Генрихом и племянником Симоном фон Натусус оказал большое влияние на развитие животноводства. Больше внимания стали уделять отдельным особям, были заложены основы испытания животных по потомству.

Нельзя отрицать, что и теория индивидуальной потенции была в некоторых случаях несколько утрированной; например, часть признаков, обусловленных у животного исключительно влиянием окружающей среды, приписывалась к числу его наследственных задатков. Ценным в этой теории является то, что она вынуждала предъявлять более высокие требования к отдельным признакам животных при регистрации их в племенных книгах, благодаря чему ведение этих книг стало более подробным и тщательным. В конце XIX и начале XX вв. теория индивидуальной потенции была одной из господствующих теорий животноводства. На смену ей пришел менделизм.

Формализм в разведении домашних животных

Как в конце XIX, так и в начале XX в. в зоотехнической литературе часто возникали споры о формализме в разведении домашних животных. Название «формализм» было дано ему его противниками. Поскольку с проявлениями формализма нам приходится встречаться и по сей день, мы остановимся на этом вопросе подробнее.

Это направление берет свое начало из старого спора о том, как надо оценивать животное при отборе на племя. После того как были найдены правильные методы оценки животных, которые стали общепринятыми лишь в XX в., возник вопрос об оценке каждого отдельного признака.

Формализмом называли такой подход к оценке животных, когда при отборе на племя и присуждении премии на выставках отдавалось предпочтение малозначащим факторам (как, например, правильный рисунок масти), в то время как пользовательной ценности животного уделялось мало внимания. Множество новых пород, возникших в те годы, явилось следствием этого формального отношения к оценке животных. Вновь образовавшиеся животноводческие союзы устанавливали свои положения и правила для присуждения премий и ведения племенных книг, причем зачастую в этих правилах требовалось давать очень детальное описание масти и отметин. Согласно теории константности, предполагалось, что учет этих признаков будет способствовать поддержанию чистоты породы, а тем самым и поддержанию пользовательной ценности животных.

Учета хозяйственно полезных признаков животного, как правило, не требовалось. Единственными животными, которые систематически селекционировались исключительно по показателям производительности, были

английские чистокровные лошади. По этому образцу успешно велся отбор на резвость среди чистокровных и полукровных лошадей и в других странах. Однако на разведение других видов домашних животных этот принцип селекции не оказал большого влияния.

Целью разведения других видов домашних животных было, как правило, достижение лучшей производительности, лучшей конституции и лучшего телосложения. Однако при отборе животных на племя о наследовании этих признаков обычно знали немного и отбирали животных по экстерьеру и происхождению. Возникал вопрос, имели ли признаки, по которым проводился отбор, вообще какое-либо значение для характеристики пользовательной ценности животного. Противники формализма утверждали, что многие из этих признаков для определения продуктивности животных не имели никакого значения.

В этой дискуссии приняли участие многие специалисты, в том числе Э. Потт [67] и проф. К. Кронахер [48]. Последний четко сформулировал свою точку зрения в учебнике «Общее животноводство» (IV часть). В Скандинавии о вредном влиянии формализма неоднократно высказывался Х.р. Вридт [97].

Ценность любого экстерьерного признака, если рассматривать эту проблему ретроспективно, определяется как качеством стада, так и эпохой. В общем можно сказать, что в обычном стаде следует придавать значение только полезным признакам. В стаде, где имеются животные с хорошими племенными качествами, которых предполагается разводить на племя, экономическое значение может иметь и рисунок масти. На этот признак обычно не обращают внимания, но в этом случае он может служить «фабричной маркой».

Надо также отметить, что если порода достигла высокой степени гомозиготности, можно позволить себе несколько строже следить за небольшими отклонениями от обычной окраски. У пород, не достигших высокой степени гомозиготности, делать этого нельзя потому, что такой строгий подход к этому признаку выйдет далеко за рамки требований пользовательной ценности. Наиболее вредным было влияние формализма на селекцию, когда один из гетерозиготных признаков выбирали в качестве породного признака. В этом случае половину потомков приходилось выбраковывать. Но и это обстоятельство не всегда означало потерю; если такой гетерозиготный признак помогал поддержанию гетерозиса, гетерозиготные животные имели преимущество в более быстром росте и лучшей конституции.

II. История племенных книг

Ведение племенных книг стало важным разделом разведения домашних животных. Оно всегда носило на себе отпечаток ведущих теорий животноводства. Поэтому, чтобы иметь полное представление о развитии животноводства в целом, мы считаем целесообразным дать исторический обзор этого раздела. В нашем изложении использованы материалы работ Б. Мартини (60) и В. Энгелера [21].

Как упоминалось в предыдущих разделах, древние греки и римляне придавали известное значение происхождению домашних животных, в особенности лошадей, а также крупного рогатого скота. По записям, которые делали при спаривании животных, составляли родословную.

Завершение этого исторического периода знаменует собой упадок в культуре разведения домашних животных, что было особенно заметно в отношении крупного рогатого скота. В течение всего средневековья интерес к животноводству был ограниченным. Исключение составляло арабское коневодство, где большое значение придавалось записям родства и происхождения и было принято сообщать родословную устно. Согласно Бюффону, свидетельства о покрытии, составлявшиеся при случке, должны были быть

подтверждены ведомственным лицом, которое не состояло в родстве с владельцем лошади. При рождении животного требовались свидетели, в присутствии которых составлялось удостоверение, передававшееся впоследствии вместе с животным его новому владельцу. В Европе такие мероприятия в то время не проводились.

В XVII в. в Англию начали ввозить восточных лошадей, которых благодаря их резвости использовали там на скачках. Одновременно с этим английское коневодство заимствовало у арабов и их принципы конеразведения. Вскоре в Англии начали вести записи происхождения скаковых лошадей. Работа по сбору и опубликованию этих списков была начата в 1791 г. Первый том вышел в свет в 1808 г. под названием «Общая племенная книга». По-видимому, это была первая в мире племенная книга, которая охватывала генеалогический материал примерно с 1600 г.

Через некоторое время в Англии начали вести племенные книги крупного рогатого скота. Первая из них вышла в 1822 г. Это был первый том «Племенной книги» Коутса, которую автор издал частным образом. Он продолжал издавать ее вплоть до 1874 г., а затем передал права на издание Обществу скотоводчиков шортгорнской породы в Великобритании и Ирландии. Племенная книга сыграла большую роль в развитии и распространении этой породы. Она содержала родословные, восходящие к 1737 г.

В Европе это начало переняли лишь много лет спустя, однако там уже пробуждался интерес к родственным связям оставленных на племя животных. Под влиянием английского животноводства возникает теория константности, которая придавала наибольшее значение чистоте породы, мало заботясь о признаках, присущих каждому отдельному индивидууму. Самая большая роль отводилась регистрации предков, с помощью которой можно было установить, какую долю крови чистой породы имеет данный индивидуум. В 1826 г. во Франции вышла племенная книга чистокровных, а в 1827 г. — мекленбургских лошадей. Племенная книга крупного рогатого скота вышла несколько позднее. Первая племенная книга шортгорнского скота вышла за пределы Англии в 1846 г. Все эти книги издавались частными лицами. Государственную племенную книгу начали впервые вести во Франции с 1855 г. Она была открыта для всех пород, но заносили в нее только шортгорнский скот.

Учение об индивидуальной потенции дало новые направления ведению племенных книг. Теперь уже большое значение стали придавать индивидуальным признакам животных, а вследствие этого и полноте описания их в племенных книгах. Начали поступать многочисленные заявки с требованием опубликовать эти книги. Основанные в 1870—1880 гг. союзы по разведению племенного крупного рогатого скота в Германии потребовали введения контроля за молочной продуктивностью.

В Голландии первая племенная книга крупного рогатого скота была опубликована в 1875 г. В ее основу были положены более старые рукописные племенные книги, в которых содержались сведения не только о происхождении, но и об индивидуальных особенностях животных. До занесения в племенную книгу животные должны были быть одобрены специальной государственной комиссией.

В Дании с 1845 г. племенные книги крупного рогатого скота велись частными лицами. В книгах указывалась величина годового надоя, отмечалось время отелов и характер использования телят. Публиковать племенные книги стали лишь позднее.

В Швейцарии решения о введении племенных книг были приняты впервые в кантоне Берн в 1806 г. и в кантоне Швиц в 1857 г. Первая племенная книга крупного рогатого скота была опубликована в 1879 г.

В Австрии ведение племенных книг началось с момента основания племенных книг в Богемии и Штирии — в 1871 и 1875 гг. И в той и в другой книге учитывались новые требования и наряду с индивидуальными данными о продуктивности и экстерьере содержались сведения о предках.

То, что в первых племенных книгах содержалось мало сведений о продуктивности и других признаках животных, можно объяснить также отсутствием хорошо разработанных методов измерения. Такие методы были разработаны во второй половине XIX в. С их помощью уже можно было проводить измерения большинства продуктивных признаков животных (метод Герберга определения процента жира в молоке [1893], инструмент для измерения животных Лидтина [1880], Уилкенса [1888] и Крамера [1849]). Изучение переваримости кормов позволило дать оценку эффективности их использования. Был организован контроль молочной продуктивности, изготовлен прибор для измерения тонины шерсти и разработаны также правила оценки животных, которые давали возможность сравнивать их между собой. Все это стало теперь широко применяться в практике животноводства и вскоре сыграло важную роль в ведении племенных книг.

В Дании племенная книга крупного рогатого скота была впервые опубликована в Ютландии в 1880 г.

В Швеции первый том «Nordisk Stuteribok» вышел в свет в 1872 г., первая государственная племенная книга крупного рогатого скота была напечатана в конце 1880 г.

Племенная книга шведского красно-пестрого скота с данными контроля молочной продуктивности вышла в 1892 г. В основу ее был положен материал, собранный на открывшихся в 1884 г. предприятиях по производству и переработке молока, где имелись достаточно полные сведения из племенных книг отдельных хозяйств.

В Норвегии первая племенная книга лошадей вышла в 1902 г. В 1903 г. норвежский союз скотозаводчиков айрширской породы издал племенную книгу этой породы.

После 1900 г. на ведение племенных книг начинает оказывать влияние менделевизм. Обращается больше внимания на индивидуальные особенности животных, делаются также попытки учредить различные племенные книги в соответствии с целями разведения тех или иных животных. Появляются племенные книги пород, которые охватывают по возможности полностью всю породу, но ставят невысокие требования к продуктивности. Это был первоначальный тип племенных книг. Вводятся также различные формы племенных книг для элиты с особыми требованиями, например, в отношении высокого уровня пожизненной продуктивности и другим особенно важным признакам. Важные с экономической точки зрения признаки играют теперь гораздо большую роль, чем раньше.

III. Понятие о породе

Понятие о породе (расе) часто связывается именно с домашними животными. Это слово, по-видимому, итальянского происхождения: примерно в середине XVI в. в итальянской литературе для обозначения линии или стада животных встречалось слово *razza*.

Со временем оно изменило свое значение. Под влиянием теории константности понятие «порода» было заключено в более узкие границы. В настоящее время этим словом обычно обозначают группу животных, родственных по своему происхождению и обладающих известными так называемыми породными признаками. Трудно дать такое точное определение, которое отвечало бы требованиям биологии и одновременно было бы применимо в практике.

С биологической точки зрения породу можно определить как «популяцию взаимно различающихся особей, которые, однако, в большинстве случаев по своему гено- и фенотипу более сходны между собой, чем с другими породами». Теоретически это определение правильно. Но практически оно не указывает, где лежит граница между породами. Принадлежность живот-

ных к породе определяет направление разведения. Поэтому для практики более подходит следующее определение: «Под чистопородными животными подразумевают таких, которые по своему происхождению, экстерьеру и продуктивности отвечают определенным требованиям направления разведения». У этого определения нет биологической основы, но оно вполне приемлемо для практики и в принципе единственное, соответствующее нашему современному представлению о породе в отношении домашних животных. Направление разведения предъявляет породе известные требования, которые должны быть выполнены и которые могут сильно варьировать. Одни из них характеризуются очень строгим подходом в отношении происхождения и экстерьера, другие отличаются меньшей строгостью.

Однако большинству пород свойственна большая изменчивость и в отношении самих породных признаков. Можно сказать, что большинство пород как по экстерьеру, так и по производительности характеризуется типичной для каждой породы средней величиной, несмотря на то, что отдельные животные могут сильно отклоняться от этой средней. Невзирая на большую изменчивость существуют специализированные породы, выведенные для определенных целей и надежно передающие свои породные признаки.

Имеющиеся многочисленные породные признаки обычно делят на морфологические и физиологические. Эти две группы признаков нередко коррелируют между собой, так что разделение это не совсем четко. К морфологическим признакам относятся масть и отметины, тип телосложения и др. В эту группу попадает большинство породных признаков. К физиологическим признакам относятся скорость роста, эффективность использования корма, молочность и жирномолочность и др. Эта группа признаков имеет огромное хозяйственное значение, однако они, как правило, подвержены значительно большей изменчивости, так что одна порода нередко переходит в другую. Поэтому эта группа признаков менее пригодна для определения межпородных различий. Даже в тех случаях, когда породные признаки носят чисто экстерьерный характер (как масть и отметины), они могут иметь экономическое значение для данного селекционера при сбыте племенного материала.

Породы домашних животных развились, очевидно, главным образом благодаря отбору, проводившемуся человеком. Естественный отбор играл при этом гораздо меньшую роль. Человек же отбирал животных, обладавших определенными признаками, желательными для данных условий. Этих животных спаривали между собой и в конце концов получили линии, где эти признаки были в какой-то мере константными. От поколения к поколению наблюдались очень небольшие изменения, но с течением времени они могли стать большими. Мутации встречались, по-видимому, чаще, чем это предполагалось ранее, и мелкие мутации были гораздо более обычными, чем крупные.

В зависимости от направления использования образовались рабочие, мясные и молочные породы крупного рогатого скота. В коневодстве выведены тяжеловозная, упряжная, верховая и спортивные породы лошадей.

Понятие улучшение домашних животных употребляется в несколько ином значении, чем улучшение качества товара. В животноводстве это понятие означает селекционную работу с животными, направленную на то, чтобы сделать их более пригодными для определенной цели. Обычно имеется в виду лучшее качество, лучший прирост и т. п. Улучшение домашних животных нередко требует улучшения кормления и содержания.

Высокопродуктивная порода не при всяких условиях будет наилучшей. Одна из лучших молочных пород Норвегии — черно-пестрый равнинный скот — настолько требовательна к составу и количеству кормов, что ее держат лишь в некоторых районах страны. Для многих же районов нужны такие коровы, которые могли бы довольствоваться часто весьма скудными

горными пастбищами и поддерживать на высоком уровне продукцию молока при содержании на зимнем рационе, состоящем главным образом из сена и небольшого количества концентрированных кормов. Для этой цели наиболее пригодны горные породы. Каждая порода должна быть приспособлена к тем условиям, которые ей предоставляют, однако последние могут измениться до такой степени, что содержание в них очень требовательных пород оказывается невозможным.

IV. Поверья и заблуждения

В учебниках и других книгах по животноводству, изданных до 1900 г., часто описывали под видом научных фактов некоторые поверья и приметы, сохранившиеся с древних времен.

Здесь мы упомянем о двух наиболее распространенных поверьях — «обглядывании» и телегонии. Согласно первому из них, зрительные впечатления могут передаваться от матери плоду. Так, если черная корова в момент покрытия или на самой ранней стадии беременности пугается красной стены (или другого предмета красного цвета), то в результате этого может родиться рыжий теленок, невзирая на то, что оба родителя могут принадлежать к «чистой черной породе». Теперь мы знаем, что это объясняется гетерозиготностью обоих родителей по черной окраске.

Второе поверье, получившее также очень широкое распространение, называется телегонией. Под телегонией понимают возможность влияния самца на потомков, полученных не только после спаривания данной самки с ним, но и на то потомство, которое родится в результате последующих спариваний этой же самки с другими самцами. Это поверье дольше всего удержалось в собаководстве. Если сука спаривалась с беспородным самцом, то считали, что ее племенная ценность снизилась, так как при этом матка инфицируется, и это оказывает влияние на все последующее потомство. Если бы это было действительно так, то можно было бы предположить, что жизнеспособность и оплодотворяющая способность сперматозондов сохраняется в течение всего внутриутробного периода развития и до следующей беременности. Доказать это, однако, не удалось, поэтому явление телегонии стали полностью отрицать (известно, что срок жизни сперматозоида после проникновения его в матку у высших млекопитающих очень короток). Возможно, что к такому неверному заключению о явлениях телегонии привели наблюдения над курами и пчелами, которые отличаются некоторыми особенностями оплодотворения. Так, у кур яйцо может быть оплодотворено спустя относительно долгое время после копуляции, а пчела-матка оплодотворяется только один раз за всю свою жизнь.

Один случай телегонии описывали в литературе довольно часто, и в связи с тем, что о нем упоминал Д а р в и н (несмотря на свое в общем критическое отношение к различным наблюдениям), ему очень длительное время придавали большое значение. Этот случай стал известным от англичанина лорда М о р т о н а, который от арабской кобылы, покрытой жеребцом квагга, получил приплод с рисунком квагга. Впоследствии после спаривания этой кобылы с черным арабским жеребцом (в 1818 и 1819 гг.) у нее рождался приплод с рисунком квагга.

Все попытки воспроизвести этот случай в научном эксперименте оканчивались неудачей. Мы можем объяснить его только следующим образом.

1. Арабская кобыла еще раз была покрыта жеребцом квагга, о чем лорд М о р т о н не знал.

2. Рисунок квагга у жеребят рождения 1818 и 1819 гг., полученных от спариваний с черным арабским жеребцом, мог быть обусловлен расщеплением рецессивных генов. Это объяснение является наиболее вероятным. Дело в том, что выщепление рисунков квагга встречается у арабских лошадей и без скрещивания с особями, обладающими этой окраской. Арабские

лошади обладают отчасти задатками этого типа окраски, чем и объясняется случай с кобылой лорда Мортон¹.

Появление различных уродств, рождение сросшихся близнецов и т. п. вызвало к жизни различные фантастические объяснения, которые имели довольно длительное хождение. Сейчас известно, что причиной многих уродств и нежизнеспособности плодов являются так называемые летальные факторы. Очень показательны в этом отношении «лосевидные» телята, называемые так из-за их чисто случайного сходства с лосями. В результате этого сложилось мнение, что коровы могут давать потомство от спаривания с лосями.

В старой зоотехнической литературе нередко встречается также слово а т а в и з м (возврат к предкам), которое означает проявление наследственности далеких предков без промежуточных фенотипов. Согласно Иогансену [41], это понятие впервые применил француз Дюшени по отношению к растениям. Считалось, что предрасположение к атавизму у разных животных неодинаково. Если какое-либо животное обнаруживает большее сходство со своим прадедом или более далекими предками, чем с родителями, то это называется атавизмом. Появление в стаде белых овец окрашенного ягненка также называли атавизмом.

В настоящее время мы знаем, что эти случаи обусловлены либо рецессивными генами, либо взаимодействием генов, обуславливающих данный генотип. Здесь может идти речь о скрытых рецессивных генах или возвратных мутациях. В последнем случае мы имеем дело с новообразованиями.

Выражение «атавизм» иногда встречается и в современной литературе, но лишь описательно, причем в большинстве случаев авторы вполне понимают генетическое происхождение этих форм.

¹ Такое категорическое отношение автора к явлениям телегонии нельзя считать обоснованным. В последнее время накоплено немало бесспорных фактов, свидетельствующих о явном влиянии плода на материнский организм.— *Прим. ред.*

ГЛАВА ВТОРАЯ

Современные представления о материальных основах наследственности

Проф. д-р И. Иоганссон, доц. д-р О. Венге

*Институт генетики домашних животных
Высшей сельскохозяйственной школы Швеции, Уппсала*

В мире животных, как и в мире растений, мы встречаемся с большими различиями не только между видами и подвидами или расами внутри одного вида, но и в пределах одной расы. В то же время можно установить поразительное сходство между особями, состоящими в относительно близком родстве. Дело в том, что каждый вид воспроизводит только свой собственный вид, а потомки в среднем гораздо более сходны со своими родителями, чем с более отдаленными или перодственными им особями в пределах той же группы (популяции). Это легко обнаружить при изучении различных признаков определенного вида или расы. Сходство потомков с их родителями основано на том, что первые получают с яйцеклеткой (от матери) и со спермой (от отца) все наследственные задатки, которые в дальнейшем обуславливают их развитие в определенном направлении. Так, различия между особями в пределах группы полных братьев и сестер основаны частью на возможности различных комбинаций наследственных задатков родителей, частью на том, что влияния внешней среды, начиная с момента оплодотворения, могут заметно варьировать в пределах одной группы братьев и сестер.

Эти влияния внешней среды (климат, пища, уход и т. д.) будут в дальнейшем фигурировать под общим названием *с р е д а*. Особь формируется при взаимодействии наследственного материала и среды. Различия между особями, обусловленные только различиями среды, называются *м о д и ф и к а ц и я м и*.

Домашние животные, как и все живые существа, характеризуются признаками, которые можно разделить на количественные и качественные, хотя между этими группами и нет резкой границы. Как пример *к а ч е с т в е н н ы х* признаков можно привести наличие или отсутствие рогов у крупного рогатого скота, овец или коз, окраску волосяного покрова (черная, темно-рыжая, белая), форму гребня у кур, некоторые врожденные уродства, группы крови и т. д. Эти признаки более или менее альтернативны, и по ним можно подразделить особи на отдельные группы, как правило, не переходящие одна в другую. Влияние наследственности на эти признаки в целом очень отчетливо, тогда как среда играет менее заметную роль. Напротив, *к о л и ч е с т в е н н ы е* *п р и з н а к и* обнаруживают непрерывную вариацию со всеми переходами между крайними типами; средний тип обычно самый многочисленный. В качестве примера можно привести такие показатели, как величина животного, живой вес, высота, длина, молочность и жирномолочность, яйценоскость и величина яиц, а также скорость роста и устойчивость к заболеваниям. Хотя изменчивость этих признаков частично обусловлена наследственностью, все же условия среды нередко играют здесь гораздо большую роль.

І. Законы наследственности Менделя

В своих широко известных работах, результаты которых были опубликованы в 1865 г., Грегор Мендель выбрал в качестве объекта исследования, во-первых, самоопыляющееся растение (горох) с константными в генетическом отношении линиями и, во-вторых, некоторые четко выраженные качественные признаки (форма и окраска семян, окраска цветка и т. д.). Он скрещивал различные линии и наблюдал соотношение данных признаков у потомков первого поколения (F_1). Затем дал особям F_1 размножиться путем самоопыления и получил второе поколение — F_2 , у которого обнаружил расщепление на различные типы и определил числовые соотношения между ними. На основе этого он сделал вывод, что признаки определяются наследственными единицами (факторами наследственности), которые передаются без изменений от одного поколения другому, и показал закономерность, проявляющуюся при наследовании качественных признаков. Его предшественники и последователи изучали либо особей как целое, либо тоже определенные количественные признаки и поэтому не смогли обнаружить этих закономерностей наследования. Когда на рубеже XIX и XX вв. Де Фриз (Голландия), Корренс (Германия) и Чермак (Австрия) независимо друг от друга и не зная работ Менделя применили его метод исследования, они пришли к тому же выводу. Открытие Менделя, послужившее основой для всех современных исследований наследственности, обычно сводят в два следующих «закона», или правила.

1. Единицы наследственности встречаются у особей парами, но половые клетки получают только один наследственный зачаток из каждой пары (закон расщепления).

2. Единицы наследственности комбинируются свободно (то есть случайно) как при формировании половых клеток, так и при оплодотворении (закон свободной комбинации). Впоследствии оказалось, что этот «второй закон» не является всеобщим, а должен быть дополнен «законом сцепления» между единицами наследственности, лежащими в одной хромосоме.

• Менделевское наследование будет продемонстрировано на нескольких примерах из практики животноводства.

Простое менделевское наследование (моногибридное расщепление)

Чалая масть у лошадей характеризуется тем, что белые волосы смешаны с большим или меньшим количеством пигментированных волос. Смесь черных и белых волос дает вороно-чалую окраску, смесь рыжих и белых волос — рыже-чалую. Схема наследования чалой окраски показана на рисунке 1. Чалые першеропы, имеющие наследственный зачаток чалой окраски (R) в двойной дозе, спаривались с черными (rr) лошадьми. Все помеси первого поколения (F_1) чалые; но если их спарить между собой, то в следующем поколении (F_2) произойдет расщепление в соотношении 1 : 3, то есть на одну черную особь придется три чалых. Лишь одна из трех чалых лошадей второго поколения (F_2) обладает единицей наследственности R в двойной дозе. У двух других она имеется лишь в одной дозе, но проявляется почти одинаково сильно. В этом случае говорят, что R доминирует над своим партнером r , который рецессивен. У некоторых пород крупного рогатого скота тоже встречается чалая окраска; однако здесь наследственный зачаток светлой масти в двойной дозе оказывает настолько сильное влияние, что животное получается совершенно белым.

По предложению датского ученого Иоганнсена для обозначения единицы наследственности применяется понятие ген. Генотип означает фонд (запас) единиц наследственности (генов) в клетке, а фенотип — внешний, видимый тип. Если у особи в данной паре генов оба гена одина-

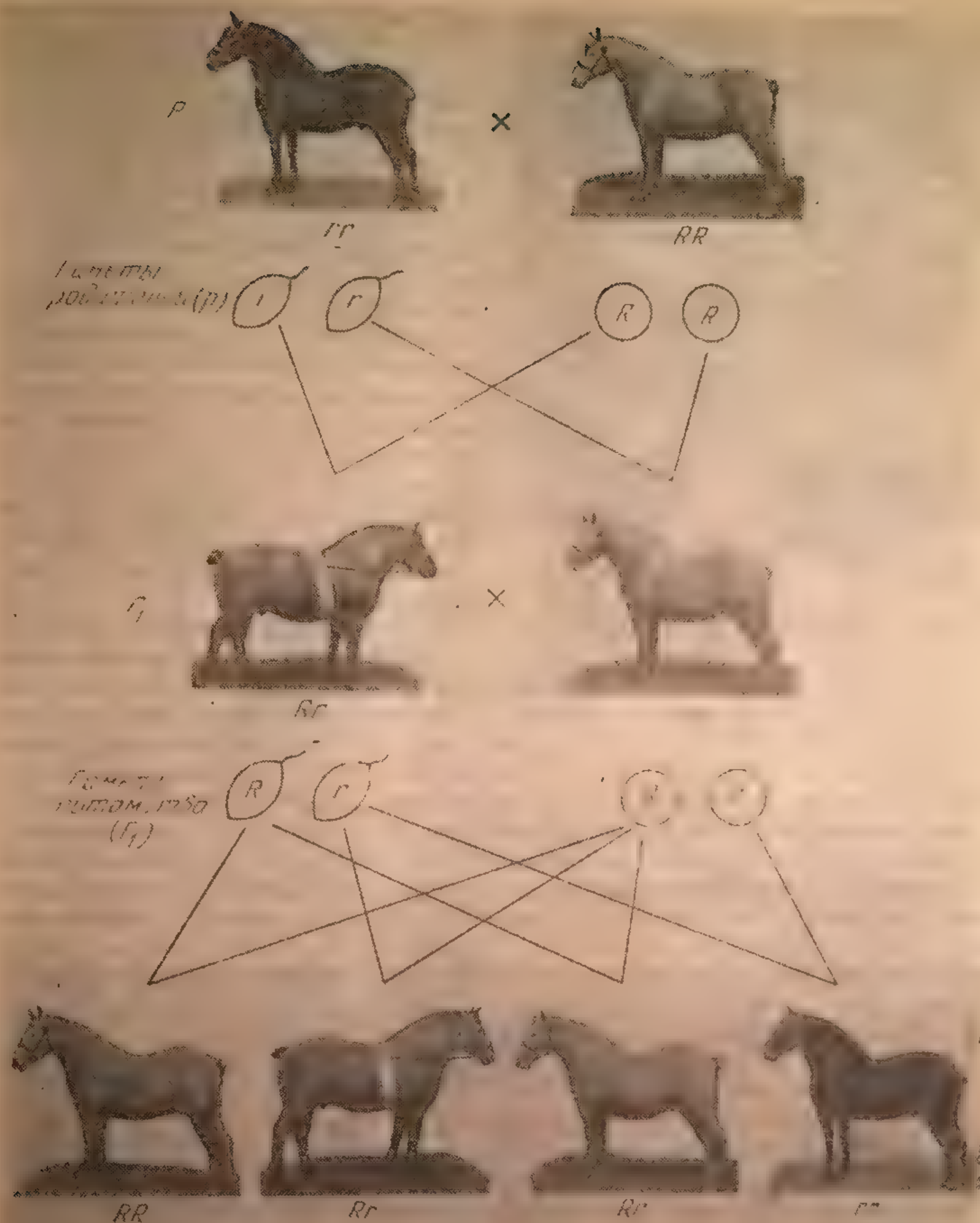


Рис. 1. Схема наследования чалой окраски у лошадей.

ковы (например, RR), говорят, что она гомозиготна, если гены разные (Rr), то она гетерозиготна (зигота — оплодотворенное яйцо и развивающаяся из него особь). В приведенном выше примере отношение между генотипами во втором поколении (F_2) — будет $1RR : 2Rr : 1rr$; тогда как отношение между фенотипами чалый ($1RR + 2Rr$) к нечалоу (rr) составляет 3 : 1. Таковы типичные соотношения в F_2 при расщеплении одной пары генов, так называемое моногибридное расщепление, если один ген из пары доминирует над другим.

Если гены в паре различны, говорят, что они являются аллелями по отношению друг к другу; так, r — аллель R .

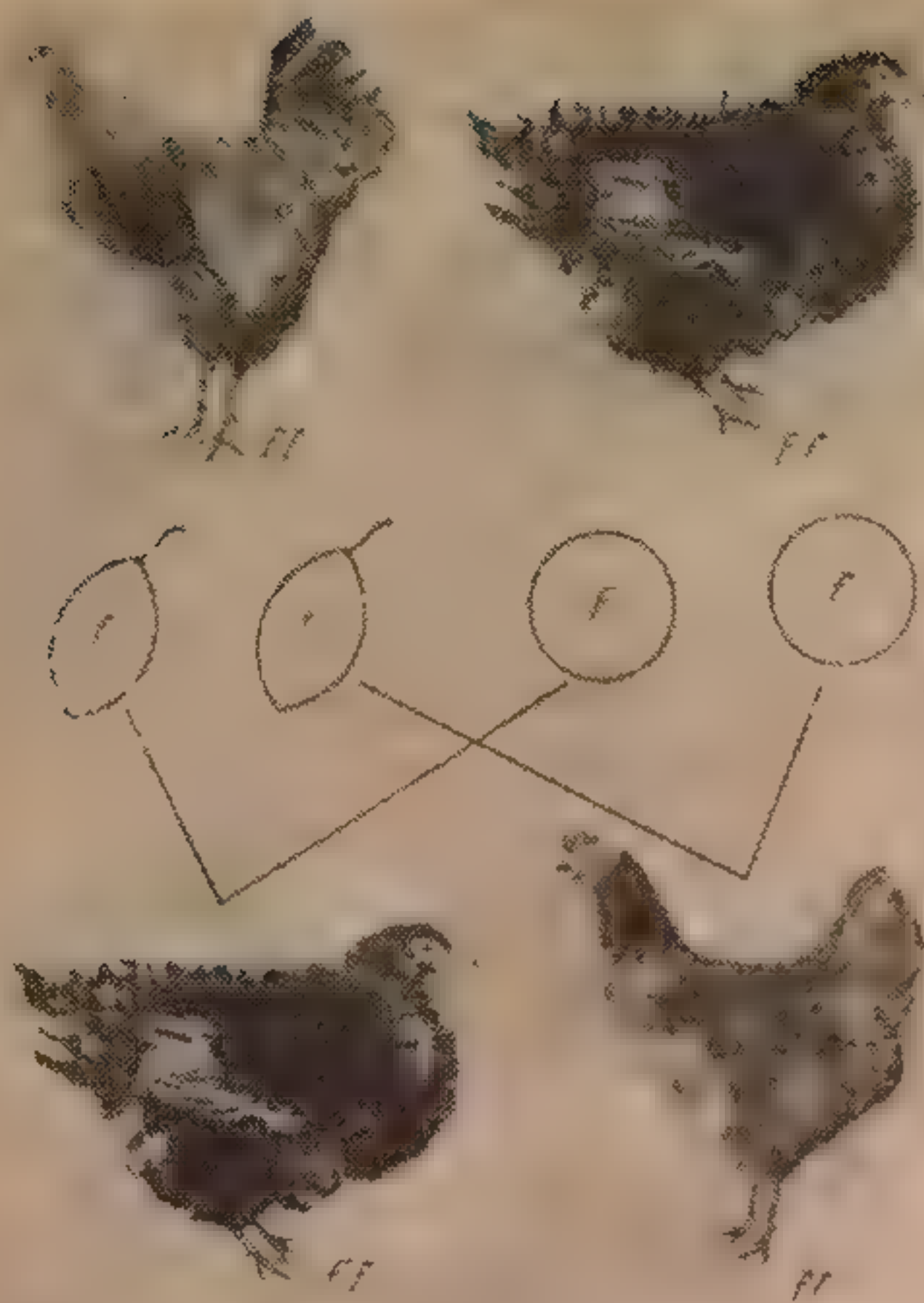


Рис. 2. Обратное скрещивание гетерозиготных кур с курами, имеющими нормальное оперение.

Степень доминирования может быть различной. У курчавых кур встречается такая форма оперения, которая обусловлена одним неполностью доминирующим геном F . Общий перьевой покров у них очень неплотен, а кончики кроющих перьев отгибаются кверху. Типичные курчавые куры гомозиготны (FF). У гетерозиготных особей (Ff) тип курчавых кур выражен довольно заметно, но менее отчетливо, чем у гомозиготных. Доказано, что некий ген m в двойной дозе почти полностью ликвидирует доминантность гена F . Степень доминирования гена над его партнером может, следовательно, зависеть от присутствия других генов. В определенных случаях степень доминирования может зависеть и от условий окружающей среды.

На рисунке 2 показан пример наследования типа оперения при обратном скрещивании гетерозиготных курчавых кур (отчетлива доминантность Ff) с нормально оперенными курами (ff). Потомство состоит из

50% курчавых и 50% нормально оперенных кур. Это отношение (1 : 1) характерно для обратного скрещивания гетерозиготного типа с рецессивным.

В некоторых случаях доминирование отсутствует, и поколение F_1 соответствует среднему родительскому типу. Тогда говорят о так называемом промежуточном наследовании. Так, голубых, андалузских кур получили от скрещивания черных кур с белыми, имеющими мелкие темные крапинки. Окраска голубых андалузов непостоянна, а при спаривании их между собой происходит расщепление по окраске на 25% белых и 25% черных, как это показано на рисунке 3. Здесь можно непосредственно увидеть разницу между различными генотипами, поэтому в F_2 числовые соотношения для



Рис. 3. Наследование типа окраски голубых андалузов. Голубая окраска получается от спаривания черных особей с белыми, и ее не удается закрепить в последующих поколениях без расщепления.

фенотипов и генотипов одинаковы — 1 черный: 2 голубых: 1 белый. Как черные, так и белые куры, выщепившиеся в F_2 при разведении «в себе» дают только свой собственный тип. Следовательно, гены сохранили свою идентичность от поколения родителей (P) до второго и третьего дочернего поколения (F_2 и F_3). Объяснение хода наследования следующее: черные куры гомозиготны по типу окраски, а белые гомозиготны по тормозящему гену (Bl), который в двойной дозе препятствует образованию пигмента, за исключением небольших темных пятен. У гетерозиготных особей ($Blbl$) происходит некоторое образование пигмента, но значительно слабее, чем у гомозиготных черных ($blbl$). Поэтому гетерозиготные особи имеют голубую окраску. Таким образом, здесь можно отметить «эффект дозы»: два гена Bl обладают почти вдвое большим тормозящим действием, чем один ген Bl .

Одна особь не может иметь более двух аллельных генов, но в пределах популяции можно найти массу так называемых множественных аллелей (о множественных аллелях и их значении см. далее).

Одновременное расщепление по двум или более парам генов (ди- или полигибридное расщепление)

По «второму закону» Менделя гены различных пар наследуются независимо друг от друга. Наличие или отсутствие рогов у крупного рогатого скота наследуется по простой менделевской схеме. Комолость зависит от доминантного гена P , а рогатые животные гомозиготны по рецессивному гену p . Доминирование у самок почти полное, но у половозрелых гетерозиготных самцов (Pp) встречаются зачатки рогов большего или меньшего размера, а также соответствующие выросты на лобной кости у основания рога (рис. 4 и 5). Черная окраска обусловлена другим доминантным геном E , и животные, у которых этот ген отсутствует (ee), образуют красный пигмент. Если черную рогатую породу скота скрещивают с красной комолой породой, все потомки в F_1 будут черными и комолыми ($PpEe$). При скрещивании таких особей между собой получают в F_2 следующее расщепление (см. табл.): 9 комолых черных: 3 комолых красных: 3 рогатых черных: 1 рогатая красная.

| | | Типы сперматозоидов от быков F_1 | | | |
|--------------------------------|------|------------------------------------|------------------------------|-----------------------------|-------------------------------|
| | | PE | Pe | pE | pe |
| Типы яйцеклеток от коров F_1 | PE | $PPEE$ Комолый черный | $PPEe$ Комолый черный | $PpEE$ Комолый черный | $PpEe$ Комолый черный |
| | Pe | $PPEe$ Комолый черный | $Ppee$ Комолый красный | $PpEe$ Комолый черный | $Ppee$ Комолый красный |
| | pE | $PpEE$ Комолый черный | $PpEe$ Комолый черный | $ppEE$ Рогатый черный | $ppEe$ Рогатый черный |
| | pe | $PpEe$ Комолый черный | $Ppee$ Комолый красный | $ppEe$ Рогатый черный | $pp ee$ Рогатый красный |

Все же число различных генотипов равно 9, потому что в пределах каждой группы фенотипов, за исключением двойных рецессивных ($pp ee$), встречаются как гомо-, так и гетерозиготные генотипы. Число различных



Рис. 4. Рогатая корова черно-пестрой породы (слева) и гомозиготный бык красной комолой породы.

фенотипов такое же, как число типов различных гамет (яйцеклеток или спермиев). Два новых типа гомозигот возникли вследствие новых комбинаций генов родителей, а именно комолый черный ($PPEE$) и рогатый красный ($ppee$). Скрещивая между собой породы, отличающиеся по многим признакам, можно получить новые, константные типы.

При скрещивании родительских типов, отличающихся по трем парам генов, с полным доминированием, например $AAbbCC \times aaBBcc$, получают в F_1 фенотипически однородное потомство ($AaBbCc$), которое, однако, образует 8 различных типов гамет: $ABC, ABc, AbC, aBC, Abc, aBc, abC$ и abc . При встрече гамет по принципам теории вероятности число возможных комбинаций для яйцеклеток и спермиев составит $8 \times 8 = 64$. Число различных генотипов — 27, а число различных фенотипов всего 8, а именно:

$$27A - B - C : 9A - B - cc : 9A - bbC : 9aaB - C : 3A - bbcc : 3aaB - cc : \\ 3aabbC : 1aabbcc$$

(Выписан только один доминантный ген, так как фенотип остается тем же, независимо от гомо- или гетерозиготности.)

В связи с обсуждением соотношения между фено- или генотипами во втором поколении (F_2) следует подчеркнуть, что при небольшом числе особей могут случайно произойти довольно большие отклонения. С помощью ста-

стистических методов можно проверить, будет ли отклонение от ожидаемых соотношений, согласно существующей гипотезе, статистически достоверным. Вероятность получить соотношение генотипов 1 : 2 : 1 при моногибридном расщеплении таково же, как и при игре в орел и решку двумя монетами: чем чаще кидать, тем больше шансов приблизиться к ожидаемым соотношениям — 1 (орел+орел) : 2 (орел+решка) : 1 (решка+решка).

В качестве общего итога о числе возможных комбинаций в F_2 при скрещивании между типами, отличающимися определенным числом гомозиготных пар генов, можно привести следующие цифры (табл. стр. 29).

Из этого сопоставления видно, что число возможных комбинаций резко возрастает с увеличением числа пар генов. В пределах одной породы домашних животных, к какому бы виду она ни принадлежала, число гетерозиготных пар генов у особей очень велико (вероятно, несколько тысяч). По-



Рис. 5. Зачаточные рога у быка F_1 от скрещивания красной комолой (♂) и черно-пестрой рогатой породы (♀).

этому не удивительно, что нельзя найти двух генетически совершенно одинаковых особей, если это не пара однояйцевых близнецов.

| Число пар генов | Число различных типов гамет в F_1 | Число возможных комбинаций в F_2 | Число различных генотипов в F_2 | Число новых гомозигот в F_2 |
|-----------------|-------------------------------------|------------------------------------|-----------------------------------|-------------------------------|
| 1 | 2 | 4 | 3 | 2 |
| 2 | 4 | 16 | 9 | 4 |
| 3 | 8 | 64 | 27 | 8 |
| 4 | 16 | 256 | 81 | 16 |
| 5 | 32 | 1 024 | 243 | 32 |
| 10 | 1 024 | 1 048 576 | 59 049 | 1 024 |
| n | 2^n | 4^n | 3^n | 2^n |

Отклонение числовых соотношений при расщеплении. Взаимодействие генов

Нередко в F_2 получают числовые соотношения, существенно отклоняющиеся от классических пропорций Менделя. Однако это отклонение, как правило, лишь кажущееся и при тщательном изучении материала находит свое объяснение. Приведем несколько примеров отклонения числовых соотношений в F_2 при дигибридном расщеплении. Обозначения генов во всех примерах одни и те же, даже если они и не являются общепринятыми для данных признаков. На рисунке 6 даны схемы расщепления по фенотипу.

Схема 1 иллюстрирует основной тип дигибридного расщепления при полном доминировании по обоим парам генов, как это имеет место при скрещивании темно-серой алеутской норки ($aaBB$) со значительно более светлым по окраске серебристо-голубым типом ($AAbb$). Оба типа рецессивны по отношению к темно-коричневой стандартной норке, и если скрещивать с нею каждый из них, то в F_2 происходит расщепление в соотношении 3 : 1. Скрещивание алеутской и серебристо-голубой норки дает в F_1 только темно-коричневый стандарт, но при скрещивании этих особей между собой получают в F_2 9 стандартных ($A-B$); 3 алеутских ($aaB-$); 3 серебристо-голубых (Abb); 1 сапфировый ($aabb$) тип. Последний представляет собою относительно светлый голубовато-серый тип. В результате взаимодействия оба рецессивных гена вызывают у гомозигот $aabb$ более светлую и отчетливую голубовато-серую окраску, чем окраска одного из родителей.

На схеме 2 демонстрируется пример полного промежуточного наследования, где обе пары генов влияют на один и тот же признак, как это происходит с окраской зерна пшеницы. Здесь фенотип определяется числом генов, действующих в положительном направлении (плюс-гены), то есть способствующих усилению интенсивности окраски. При 16 возможных комбинациях в F_2 число генов может варьировать от 0 до 4. Это простой случай аддитивного наследования, когда действие генов суммируется. На схеме количество плюс-генов для каждой из 16 комбинаций приведено в числах. Если сложить квадраты, обозначенные одинаковой цифрой, окажется, что $1/16$ особей имеют 4 доминантных гена, $4/16$ имеют 3, $6/16$ —2, $4/16$ —1 и $1/16$ не имеет ни одного доминантного гена. Таким образом, числовое соотношение между фенотипическими классами будет 1 : 4 : 6 : 4 : 1.

На схеме 3 показан пример доминирования генов одинакового действия (дубликатные гены). Допустим, что мы провели скрещивание двух рас кур, гомозиготных по доминантной белой окраске, но генетически различающихся между собой. Одну расу обозначим $AAbb$, а другую $aaBB$; в этом случае гены A и B окажут совершенно одинаковое действие, а именно будут препятствовать образованию пигмента. Пока один из этих генов находится в одинарной дозе, куры будут белыми. Все особи F_1 белые, а в F_2 выщеп-

ляется $1/16$ пигментированных особей, представляющих собой двойной рецессивный тип ($aavv$), тогда как остальные $15/16$ — белые.

На схеме 4 демонстрируется пример одинаково действующих рецессивных генов, где aa оказывает такое же действие, что и vv . В норководстве известно много примеров, когда один и тот же тип окраски может определяться совершенно различными генотипами. Оба типа средне-коричневой окраски рояль-пастель и империял-пастель внешне не отличаются друг от друга. При скрещивании их между собой в F_1 получаются только темные

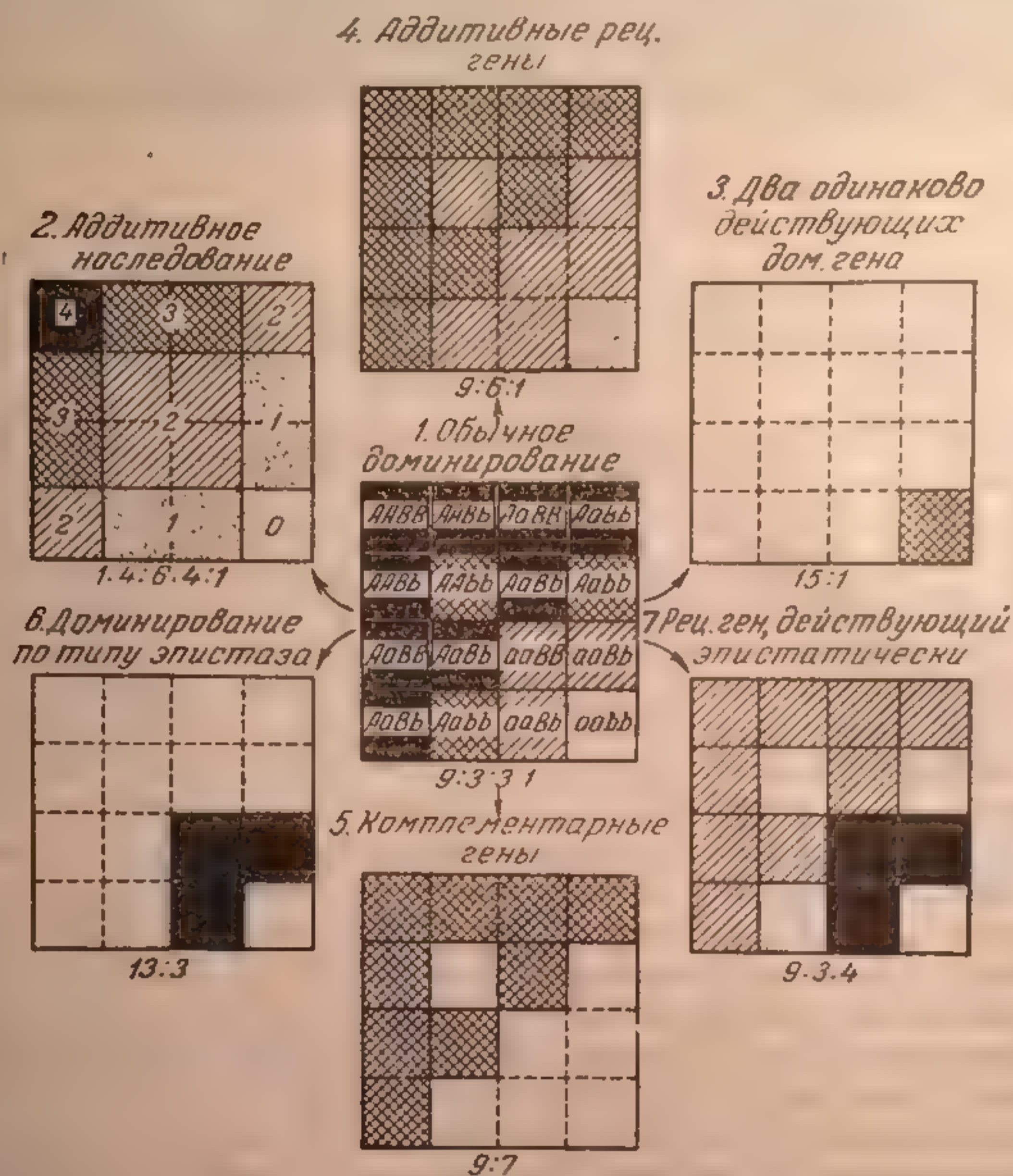


Рис. 6. Пример отклоняющихся соотношений при дигибридном расщеплении в F_2 (см. текст).

стандартные норки, а в F_2 происходит расщепление в соотношении 9 стандартных: 6 пастель: 1 светло-коричневая (герман-топаз). Группа пастельных норк состоит из двух генетически различных типов: 3 рояль-пастель ($A — vv$) и 3 империял-пастель ($aaB —$). У генетически двойных рецессивных типов ($aavv$) действие обоих генов складывается и поэтому получается светло-коричневая окраска.

На схеме 5 показано расщепление комплементарных генов, как это имеет место при скрещивании между белыми шелковистыми курами и белыми доркингами. Все особи F_1 коричневые, в F_2 в результате расщепления получают $9/16$ коричневых и $7/16$ белых кур. Пользуясь теми же символами, белых шелковистых кур можно обозначить $aaBB$, а доркингов — $AAvv$. Ген a , как и ген v , в двойной дозе обуславливают чисто белую окраску, тогда как сочетание A и B вызывает пигментацию. Следовательно, $9/16$ ($A — B —$) — пигментированы, а остальные ($3aaB — + 3A — vv + 1 aavv$) — белые.

Один ген из пары генов может подавлять действие гена из другой пары, так что этот последний или совсем не выявляет своего действия, или выявляет его очень слабо. В этом случае говорят, что «господствующий» ген

тно много примеров, когда один и тот же тип окраски может
 я совершенно различными генотипами. Оба типа средне-кор
 еки рояль-пастель и импернал-пастель внешне не отличаются
 а. При скрещивании их между собой в F_1 получаются только

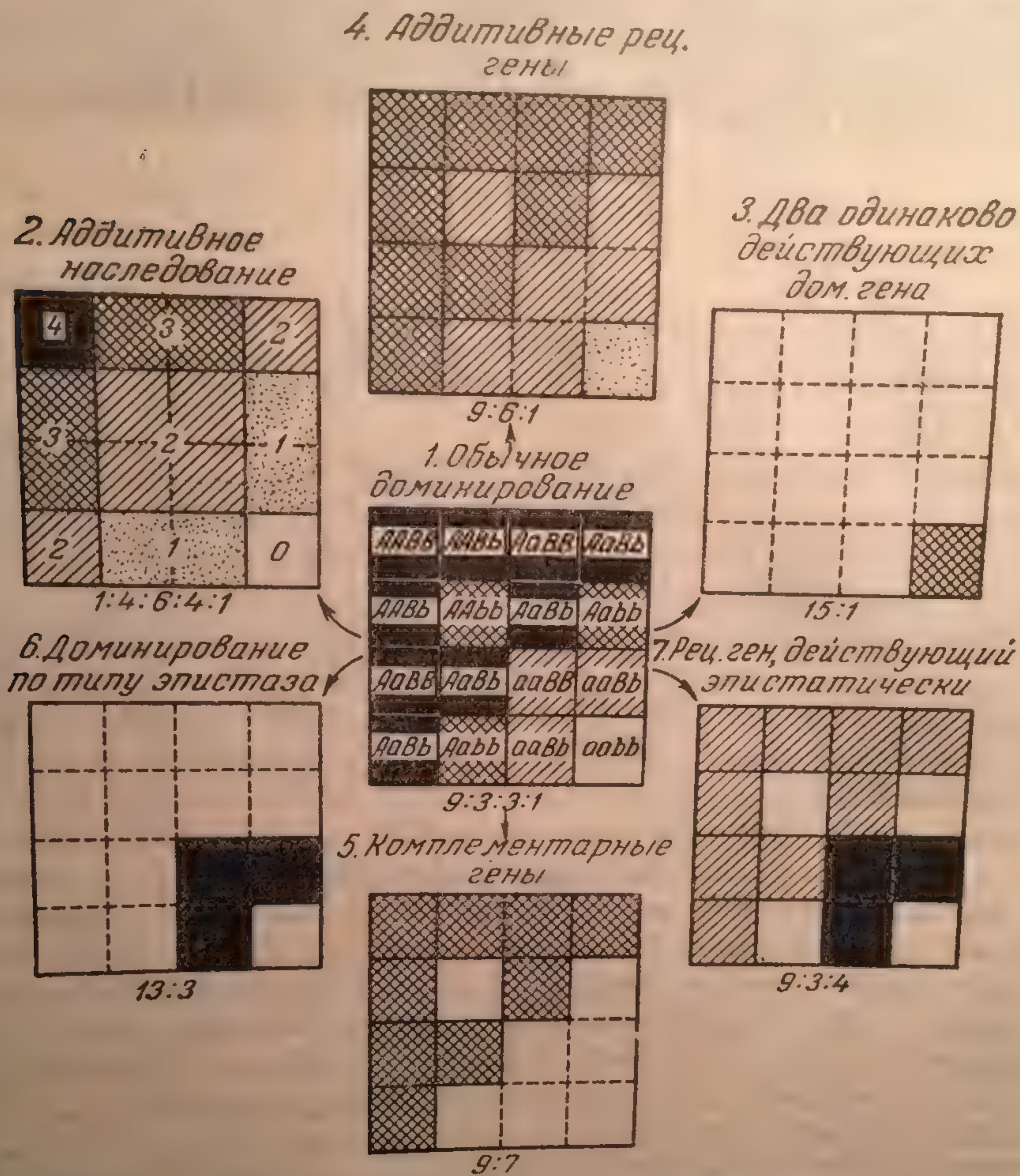


Рис. 6. Пример отклоняющихся соотношений при дигибридном расщеплении в F_2 (см. текст).

андартные норки, а в F_2 происходит расщепление в соотношении 9 ста
 ртных: 6 пастель: 1 светло-коричневая (герман-топаз). Группа пастел
 х норок состоит из двух генетически различных типов: 3 рояль-пастел
 — vv) и 3 импернал-пастель ($aaV—$). У генетически двойных рецессивны
 двух генов складывается и поэтому получается

эпистатичен, а «уступающий» — гипостатичен. Эпистатичный ген может быть доминантным или рецессивным по отношению к одному или нескольким собственным аллелям.

Схема 6 показывает наследование окраски при образовании решетки расщепления доминантно-эпистатичным и гипостатичным генами. Белые леггорны гомозиготны по доминирующему гену, обозначенному здесь буквой A , который препятствует образованию пигмента. Белые вандоты, напротив, гомозиготны по рецессивному гену a , который в двойной дозе обуславливает белую окраску. При скрещивании этих рас между собой все особи в F_1 будут белыми, а в F_2 получаются только два фенотипа — белые и черные в соотношении 13 : 3. Только те генотипы, у которых отсутствуют как A , так и aa , могут образовать пигмент.

Наконец, на схеме 7 показано, как рецессивный ген может оказаться эпистатичным по отношению к доминантным генам других пар генов. Допустим, что мы скрещиваем кроликов дикой окраски агути с альбиносами, которые не несут гена дикой окраски (A). У альбиносов отсутствует один ген (обозначенный здесь буквой B), необходимый для образования пигмента, поэтому генотип bb белый, независимо от того, какими другими генами окраски он обладает. В F_1 все животные имеют дикую окраску агути ($AaBb$), а в F_2 происходит расщепление на 9 агути ($A-B-$): 3 черных ($aaB-$): 4 белых ($3A-bb+1aabb$).

Во всех приведенных примерах только расщепление по фенотипу отклоняется от обычного числового соотношения. Соотношение между генотипами совпадает с теоретически ожидаемым по законам расщепления Менделя. Однако «дефектные» соотношения могут встречаться и при расщеплении по генотипу. Причина этих явлений заключается обычно в нежизнеспособности одного определенного генотипа, который гибнет на ранней стадии эмбрионального развития и поэтому никогда не регистрируется. В литературе известно много таких случаев. Два из них мы приводим здесь.

Коротконогие куры получили свое название за сильно укороченные конечности, в результате чего они передвигаются как бы ползком. Смертность у них гораздо выше, чем у нормальных кур. При спаривании их между собой, в потомстве наблюдается соотношение коротконогих и нормальных особей по типу 2 : 1. Коротконогие куры гетерозиготны по гену Cr , летальному в двойной дозе; в одинарной дозе он снижает жизнеспособность. Благодаря тщательному исследованию инкубируемых яиц удалось доказать, что $1/4$ всех эмбрионов останавливается в развитии на четвертый день инкубации. К концу первой недели инкубации все доминантные гомозиготные плоды, как правило, погибают. Соотношение между генотипами следующее: 1 нежизнеспособный: 2 коротконогих: 1 нормальный, то есть как раз такое, какого следует ожидать при моногибридном расщеплении (рис. 7).

Знаменитую в свое время платиновую породу лисиц никогда не удавалось сохранить в чистом виде, она выщепляла $1/3$ серебристых лисиц. Величина помета у платиновых лисиц была при «чистом» разведении на 25% меньше, чем у серебристых. Несмотря на отсутствие прямого доказательства, мы все же вправе сделать вывод о том, что ген платиновой окраски в двойной дозе обладает летальным действием и гомозиготные по этому гену плоды погибали на ранней стадии развития и рассасывались в матке. Соотношение эмбрионов различных генотипов при разведении платиновых особей «в себе» было следующим: 1 нежизнеспособный, 2 платиновых, 1 серебристый, а при рождении это соотношение принимало вид: 2 платиновых и 1 серебристый.

Отклонения от ожидаемых соотношений при менделевском расщеплении могут иметь и более сложную природу, обусловленную, например, сложными взаимоотношениями между генами, нарушениями самого механизма наследования и т. д. Этот вопрос будет подробнее рассмотрен дальше.

В приведенных примерах предполагалось, что каждый ген обуславливает только один признак. Однако в большинстве случаев дело обстоит не так просто. Один ген может влиять на несколько признаков (п л е й о т р о -

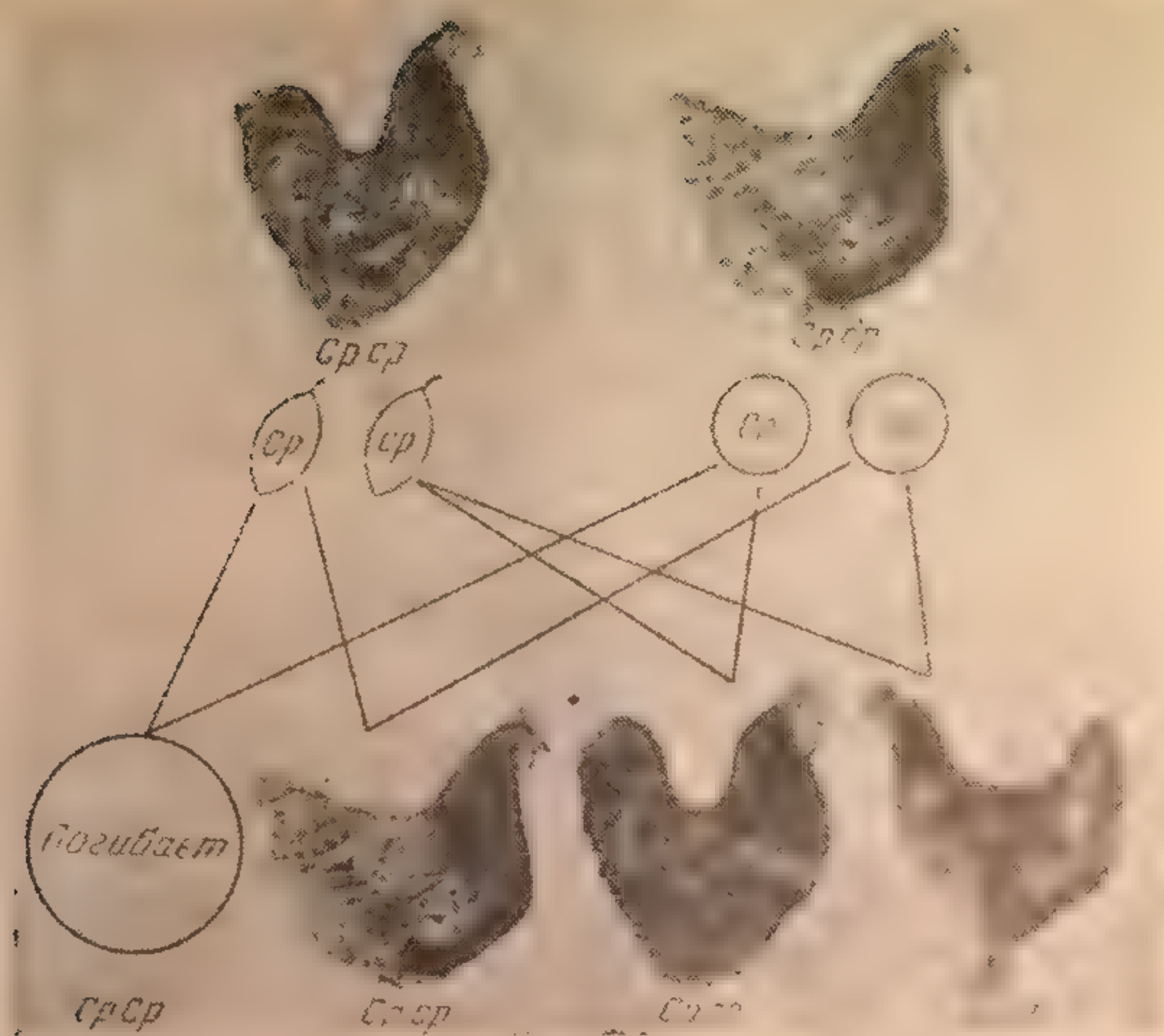


Рис. 7. Фенотипически отклоняющиеся соотношения при расщеплении в случае спаривания коротконогих кур.

п и я), и один признак может подвергаться влиянию нескольких генов (полимерия).

Было показано, как ген одной пары может подавлять действие гена другой пары (эпистаз) и как гены различных пар во взаимодействии друг с другом могут вызвать совершенно новое свойство, например окраску сапфир у норки. В англосаксонской литературе понятие эпистаз имеет более широкое значение, так как оно охватывает все виды взаимодействия между генами различных пар, изменяющих действие генов. Конечно, ген никогда не может оказать какое-либо действие сам по себе, он действует сообща со всем остальным составом генов. С этой точки зрения всегда происходит взаимодействие генов (эпистаз), даже если его нельзя доказать. Однако в первую очередь мы рассмотрим на примерах такое взаимодействие генов, результат которого можно доказать.

Признак простого гребня у леггорнов рецессивен как по отношению к гороховидному, так и розовидному гребню. При скрещивании кур с розовидным гребнем (RR), например виандотов с леггорнами (rr), имеющими простой гребень, получается потомство с розовидным гребнем (Rr) вследствие доминирования гена R . Если эти формы F_1 спарить между собой, то в F_2 произойдет расщепление на $3/4$ с розовидным и $1/4$ с простым гребнем. То же происходит при скрещивании породы с гороховидным гребнем (PP), например брама с леггорнами (pp). P доминирует над p в F_1 и в F_2 получается соотношение 3 гороховидных гребня: 1 простой. Но при скрещивании брамы с виандотом все особи F_1 имели совершенно новую форму гребня, получившую название ореховидной, а при спаривании их между собой в F_2 оказались четыре типа гребней со следующим числовым соотношением: 9 ореховидных, 3 гороховидных, 3 розовидных, 1 простой, то есть обычным соотношением при дигибридном расщеплении. Гены, определяющие развитие гороховидного и розовидного гребней, при взаимодействии друг с другом обусловили появление нового типа — ореховидного гребня (рис. 8).

Масть черно-пестрого равнинного крупного рогатого скота обусловлена рецессивным основным фактором (о л и г о г е н); распространение же белых пятен обусловлено множеством м о д и ф и ц и р у ю щ и х генов (полигенов).

Пестрый рисунок масти ведет себя как простой менделирующий признак по отношению к сплошной окраске; степень же распространения белой окраски, напротив, ведет себя как количественный признак и может варьировать в очень широких пределах. Модифицирующие гены настолько многочисленны, а каждый из них обладает настолько слабым действием, что установить числовое соотношение для менделевского расщепления весьма затруднительно. Особый случай взаимодействия генов представляет олигоген,

| | | | | | |
|---------------------|---------------------------------|-----------------------------------|-----------------------|------------------------|------------------------|
| P | Розовидный гребень $RRpp$ | Гороховидный гребень $rrPP$ | | | |
| Гаметы родителей | Rp | rP | | | |
| F_1 | Ореховидный гребень $RrPp$ | | | | |
| Гаметы F_1 | RP | Rp | rP | rp | |
| F_2 | RP | $RRPP$ Ореховидный | $RRPp$ Ореховидный | $RrPP$ Ореховидный | $RrPp$ Ореховидный |
| | Rp | $RRPp$ Ореховидный | $RRpp$ Розовидный | $RrPp$ Ореховидный | $Rrpp$ Розовидный |
| | rP | $RrPP$ Ореховидный | $RrPp$ Ореховидный | $rrPP$ Гороховидный | $rrPp$ Гороховидный |
| | rp | $RrPp$ Ореховидный | $Rrpp$ Розовидный | $rrPp$ Гороховидный | $rrpp$ Простой |



Рис. 8. Наследование формы гребня у кур.

который может быть доминантным или рецессивным, и в одних комбинациях генов или условиях среды проявляется, а в других может не проявиться. В этом случае говорят, что ген обладает различной п р о я в л я е м о с т ь ю. Э р и к с о н [22], например, допускал, что гипоплазия гонад у шведского комолого скота обусловлена рецессивным геном в двойной дозе, но лишь примерно у половины всех гомозигот (*aa*) обнаруживается гипоплазия, то есть проявляемость составляет 50%.

По-видимому, и в отношении количественных признаков взаимодействие между различными генами (локусами) оказывает определенное влияние на проявление признаков. Блок полигенов в известной комбинации может иметь благоприятное, а в другой комбинации — неблагоприятное действие.

Количественные признаки

Можно сказать, что распространение белых отметин у голландских кроликов с вариацией от сплошной черной до почти сплошной белой окраски является количественным признаком (рис. 9). Допустим, что имеются четыре пары рецессивных генов, каждый из которых обладает одинаковым по силе

действием, определяющим степень распространения белой окраски. Допустим также, что мы спаривали относительно более светлых живот-

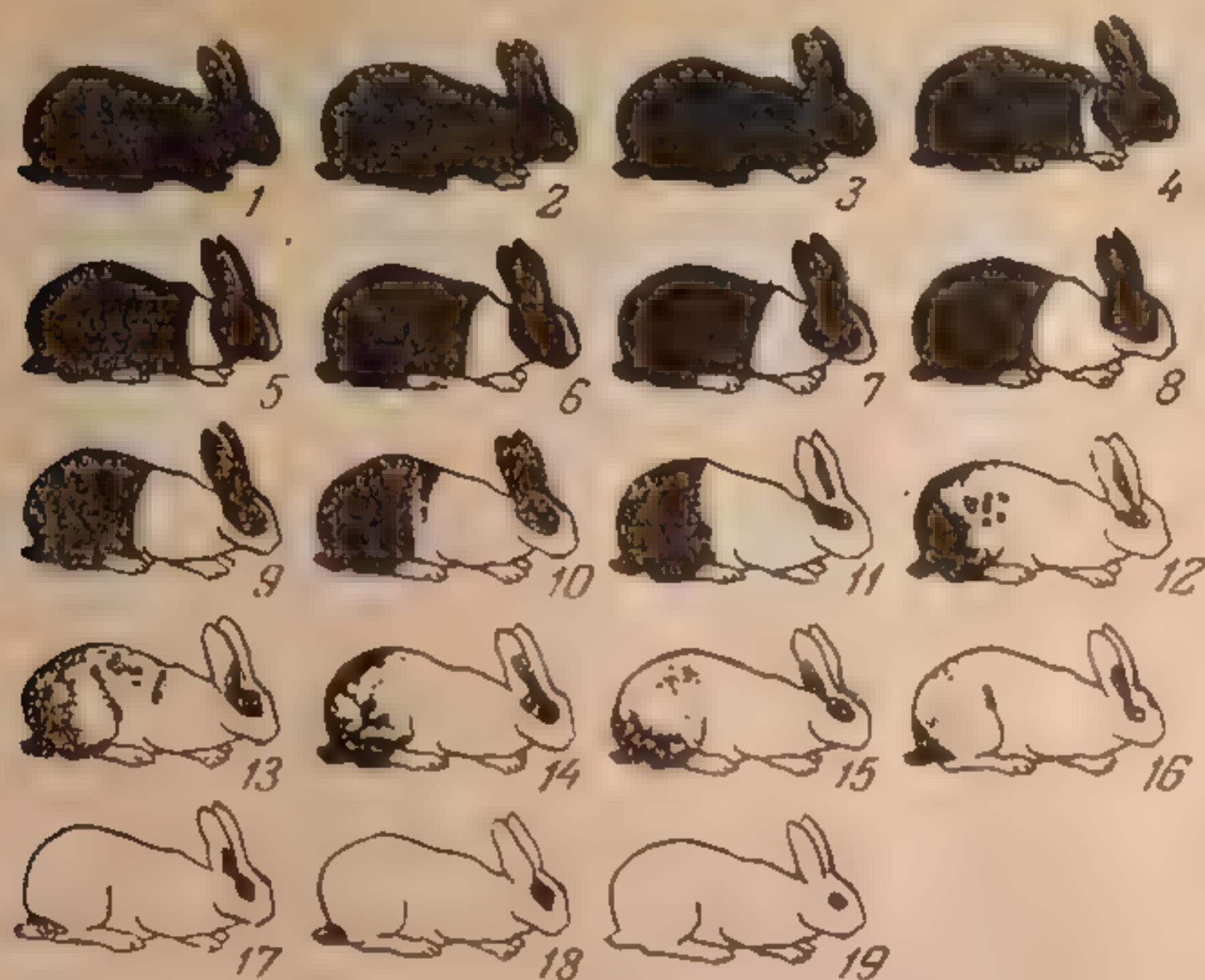


Рис. 9. Вариации в развитии белой окраски у голландских кроликов.

ных ($m_1m_1m_2m_2m_3m_3M_4M_4$) с относительно темными ($M_1M_1M_2M_2M_3M_3m_4m_4$), например № 6 и № 13 (рис. 9). При этом получится первое поколение со средней степенью распространения белой окраски (№ 9). Если таких животных спаривать между собой, то в F_2 получим отчетливое расщепление (рис. 10). Большинство будет наполовину светлыми, но некоторые будут светлее, чем самые светлые родители, а некоторые темнее, чем самые темные. Это явление называется **т р а н с г р е с с и в н ы м** расщеплением. Оно встречается обычно в том случае, когда многие

гены влияют на один признак (полигенное наследование).

Подобным образом наследуются такие количественные признаки, как величина животного, молочность и жирномолочность и др. Однако здесь надо отметить два важных отличия. Во-первых, последние свойства легче изменяются под действием изменяющихся условий среды, в особенности кормления, что не относится, например, к такому признаку, как распространение белой окраски. Во-вторых, они, судя по всему, обусловлены еще большим количеством генов. Вероятно, одни гены обладают большим, а другие—меньшим действием. Еще до 1909 г., когда Н и л ь с о н - Э л е показал, что окраска зерна пшеницы определяется многими одинаково действующими полимерными генами, о количественных признаках говорили как о «слитной наследственности», полагая, что она не следует законам Менделя. Маловероятно, чтобы когда-либо удалось установить число генов, обуславливающих, например, молочность коров. Но вряд ли есть основание предполагать, что расщепление и перекombинация генов происходят здесь не так, как при наследовании качественных признаков. Соотносительное значение наследственной основы и среды для изменчивости количественных признаков будет рассматриваться в одной из дальнейших глав.

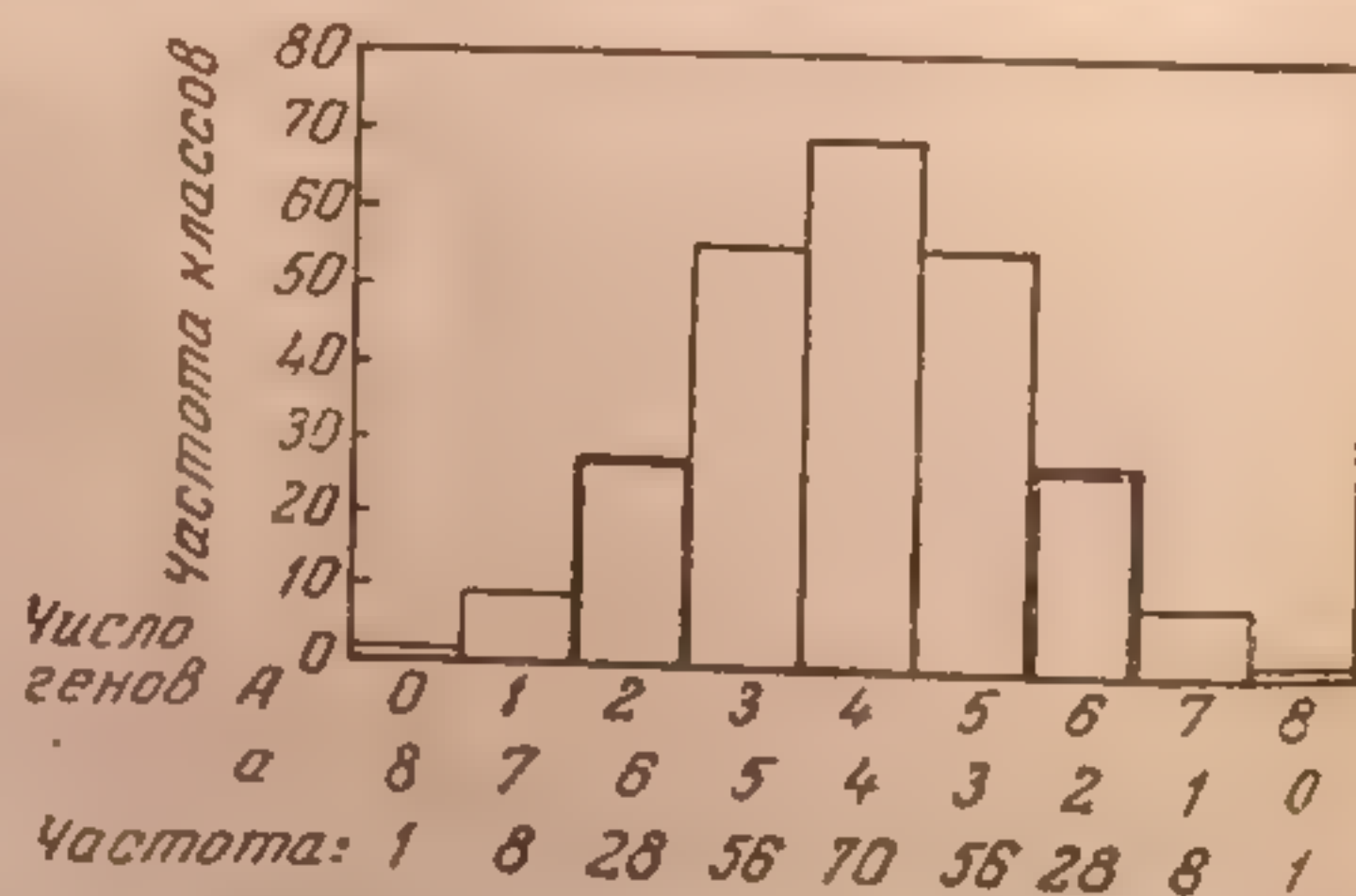


Рис. 10. Трансгрессивное расщепление в F_2 после спаривания относительно темного и относительно светлого типов голландских кроликов. Жирной линией обозначены родительские типы.

II. Материальные основы наследственности

Для понимания современных теорий наследственности нужно знать те процессы, которые происходят, с одной стороны, в клетках при их делении в соматических тканях и, с другой стороны, при образовании половых клеток.

Понятие о клетке существует уже давно (Гук, 1635—1703). Но лишь после того как Шлейден и Шванн в 1838—1839 гг. сформулировали свою клеточную теорию, которая стала важнейшим обобщением биологии, а Вирхов (1821—1902) дополнил ее еще одним положением («каждая клетка из клетки»), была заложена основа теории оплодотворения, тесно связанная с учением о наследственности. Окончательную формулировку этой теории дал Гертвиг (1849—1922). Она гласит, что каждая особь, которая появляется при половом размножении, возникает в результате слияния двух половых клеток и что собственно оплодотворение представляет собой слияние ядер этих клеток. Мало-помалу в развитии особи (онтогенезе) все большее значение стали придавать клеточному ядру. Уже в 1848 г. Гофмейстер наблюдал характерные палочковидные образования, появлявшиеся в связи с делением клеток. Позднее эти образования были названы хромосомами (Уолдейер, 1888). Благодаря многочисленным наблюдениям за поведением хромосом во время деления клетки значительно выросло понимание их значения. Большая заслуга здесь принадлежит немецким цитологам — Страсбургеру, Флеммингу, Бовери и другим ученым — Гиньяру (Франция) и ван Бенедену (Бельгия). В 1885—1887 гг. Вейсман выдвинул гипотезу о том, что в половых клетках содержится вдвое меньше хромосом, чем в соматических. Другими словами, при образовании половых клеток должно происходить специальное деление, которое каким-то образом обуславливает уменьшение нормального числа хромосом наполовину, в противном случае определенное число хромосом каждого данного вида не могло бы сохраняться. В 1888 г. Бовери первый доказал это положение.

Мы даем здесь лишь чрезвычайно краткий обзор исследований о материальных основах наследственности, которые были получены за последние 70—80 лет большим числом ученых, изучавших структуру клетки, ее функции и деление, то есть ту область биологии, которая теперь называется цитологией. Более подробные сведения по этому вопросу можно получить в специальной литературе (например, в работах Шарпа [81] и Уолдта [92]).

К л е т к а

Чтобы изучить животную клетку, нужно работать на фиксированном и окрашенном материале. Фиксация, вызывающая быстрое отмирание клетки, приводит во многих случаях к изменению ее тонкой структуры. Несмотря на это, ученым все же удалось восстановить в мельчайших деталях картину строения животной клетки.

Результаты, полученные ранее, подтвердились более поздними исследованиями, когда появилась возможность использовать современные микроскопы (например, фазово-контрастные) и благодаря этому работать на живом материале.

Клетки животных тканей в зависимости от их функции в организме имеют весьма различную форму и величину. Понятие «клетка» предполагает тело, состоящее из живого вещества, обладающее определенными характерными свойствами. Клетке свойственны процессы ассимиляции, роста, размножения, она обладает раздражимостью и может умирать. Вся совокупность живого вещества называется протоплазмой, которая в теле клетки дифференцируется на цитоплазму и ядро (рис. 11).

Снаружи клетка одета оболочкой, а внутри нее в цитоплазме находится целый ряд характерных образований (рис. 11). Наиболее важными из них являются одна или две центриоли, лежащие непосредственно близ одного из полюсов клеточного ядра. Они окружены аморфным веществом и вместе с ним образуют centrosому.

Ядро клеток имеет оболочку и снаружи окружено цитоплазмой. В ядре (ядерном соке) можно обнаружить одно или несколько ядрышек,

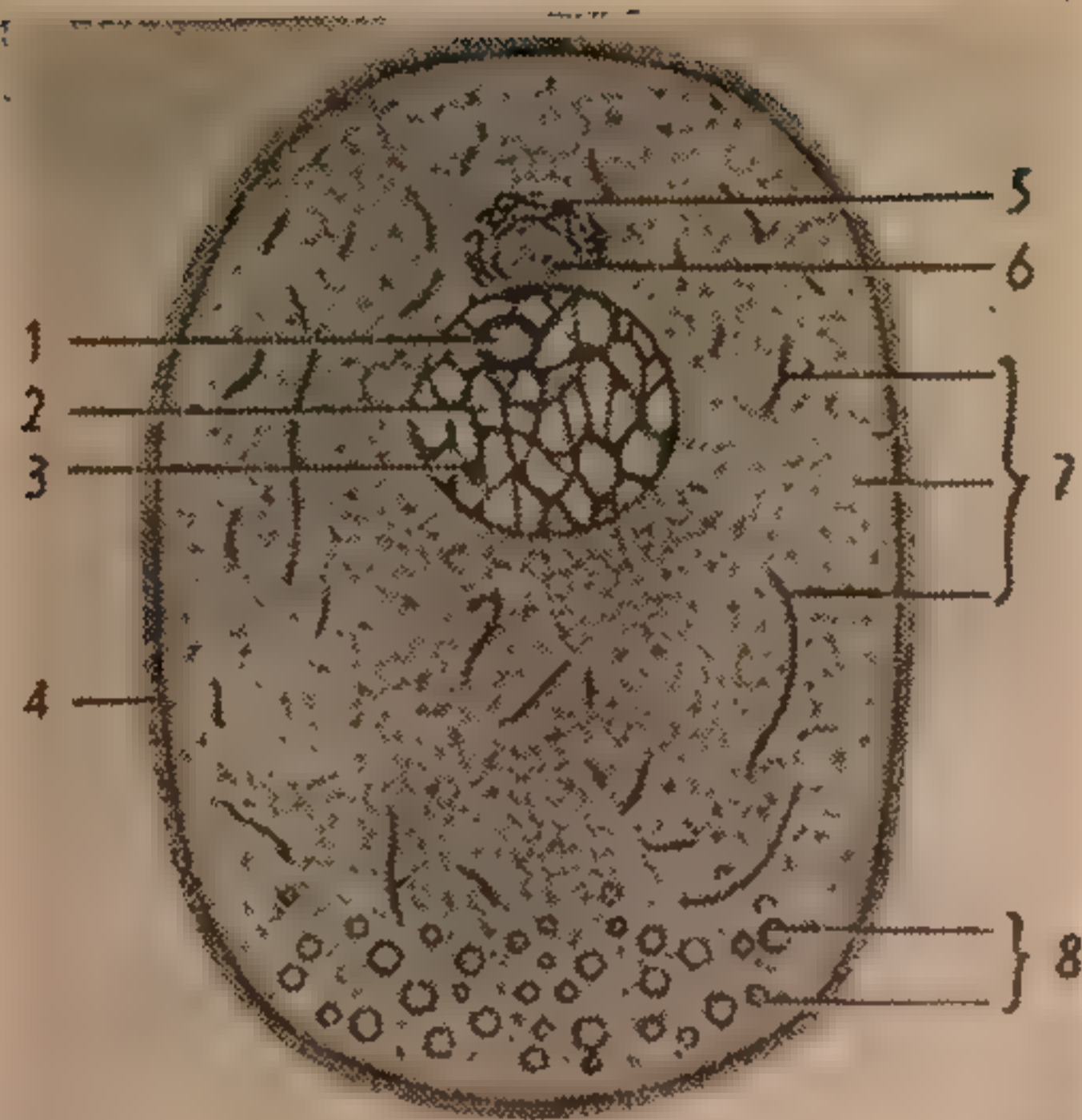


Рис. 11. Строение животной клетки (схема):

1 — ядрышко; 2 — клеточный сок; 3 — хроматин; 4 — клеточная оболочка; 5 — аппарат Гольджи; 6 — центросома; 7 — митохондрии; 8 — вещества плазмы.

тических тканях насекомых. Оно начинается перетяжкой ядра посередине и последующим делением его на две части. Вслед за этим делится тело клетки, в результате чего получаются две дочерние клетки с одним ядром каждая. В отдельных случаях деления клетки не происходит и тогда появляются многоядерные клетки.

Митотическое деление, присущее высшим животным, распадается на несколько стадий (фаз).

Интерфаза. Интерфазу иногда неправильно называют стадией покоя. На этой стадии клетка, накапливая органическое вещество, подготавливается к последующему делению.

Процесс митотического деления клетки можно проследить на рисунке 12, где показано деление А-сперматогония быка (К н у д с е н и Б р а й н, 1957).

Профаза. Когда клетка начинает делиться, в ядре наблюдаются определенные характерные изменения. Хроматиновые зерна становятся резче очерченными, а в отдельных случаях можно видеть, что они связаны нитевидными элементами — хроматиновыми нитями (рис. 12, а, f, k). Зерна хроматина обычно называют хромомерами, а хроматиновые нити — хромонемами. Вместе они образуют одну хромосому. Эта стадия, начиная с момента, когда удастся зафиксировать и окрасить хромосомы, и до превращения их в короткие утолщенные тельца с большим сродством к определенным красителям, называется профазой. Уже на самой первой стадии деления хромосома разделена на две нити, хроматиды (рис. 12, b, g, l), удерживаемые вместе так называемым центромером. В процессе профазы хромосомы утолщаются и укорачиваются. Полагают, что это изменение формы зависит от спирального закручивания хроматид. Происходит также и увеличение объема, которое, как полагают, обусловлено новообразованием органического вещества. Вокруг спиральных хромонем откладывается гомогенное вещество (матрица), функционирующее как род защитного покрова.

Метафаза. К концу профазы ядрышко исчезает и ядерная оболочка растворяется. Затем наступает следующая стадия — метафаза, которая характеризуется тем, что хромосомы располагаются в определенной плоскости, образуя экваториальную пластинку (рис. 12, c, h, m). С этого момента с помощью особой методики уже можно сосчитать хромо-

а также большое число зерен, которые за свое химическое сродство с красителями получили название хроматиновых зерен. На определенной стадии они «собираются» в хромосомы. Форма хромосом чрезвычайно различна; она обуславливается отчасти видовыми различиями, отчасти — той стадией развития или деления, на которой находится клетка.

Митотическое деление

Различают две формы клеточного деления: прямое (непосредственное) — амитоз и непрямое — митоз. По современным представлениям, между этими формами нет таких резких различий, как полагали ранее. Амитотическое деление главным образом присуще низшим животным (одно-клеточным), но встречается и в сома-



Рис. 12. Цитологическое (вверху), гистологическое (в центре) и схематическое (внизу) изображения деления клетки сперматогония быка ($2n = 60$). В схеме показаны только 2 пары хромосом (по К и уд сен у и Б р а й н у, 1958, не опубликовано).

сомы. При этом обнаружилось, что в пределах данного вида организмов и во всех клетках данного организма число хромосом постоянно (за некоторыми исключениями).

Одновременно с растворением ядерной оболочки от обоих полюсов клетки, перпендикулярно к плоскости экваториальной пластинки, возникает система нитевидных элементов — «веретено», с нитью для каждой хромосомы. Нити сливаются в веретенообразную студенистую массу и становятся неразличимы. Во время профазы можно наблюдать перемещение одной центросомы к противоположному полюсу (рис. 12, *k, l, m*). Если во время интерфазы была только одна центросома, к началу профазы она делится. Значение центросом для образования веретена не вполне выяснено. Стадия, на которой исчезает клеточная оболочка и образуется веретено, называется **прометафазой**.

Каждая хромосома связана одной нитью веретена с центромером. К концу метафазы центромер делится, но обе половины хромосом настолько тесно связаны между собой, что кажутся одним телом. На поперечном срезе хромосома в метафазе имеет вид восьмерки (∞).

Анафаза. В процессе дальнейшего деления обе половинки хромосом переносятся каждая к своему полюсу (рис. 12, *d, i, n*). Эта стадия называется анафазой. Раньше считали, что расхождение хромосом во время анафазы вызывается стягиванием нитей веретена. Однако более поздние исследования показали, что вероятной причиной является отталкивание между половинками центромеров. Полное деление центромера происходит не раньше чем при переходе от метафазы к анафазе. Как правило, центромеры передвигаются на $\frac{2}{3}$ расстояния между экваториальной пластинкой и полюсом. Если хромосомы мелкие, расхождение будет полным, в то время как длинные хромосомы всегда сохраняют контакт друг с другом на одном конце, особенно если центромер расположен терминально.

Телофаза. После расхождения обеих групп хромосом веретено исчезает и форма хромосом изменяется, как и в профазе, но в обратном порядке, то есть спирали раскручиваются, одновременно исчезает матрица, вновь

образуется оболочка ядра, а ядро становится видимым. Хромосомы вновь превращаются в длинные нити (рис. 12, *e, j, o*) и с постепенным переходом клетки в интерфазу теряют сродство к красителям.

Подготовка к следующей фазе деления, то есть рост клетки и деление ее на две хроматиды, происходит, по-видимому, в интерфазе. Последней стадией митоза является деление цитоплазмы. Образуется новая клеточная оболочка, и возникают две дочерние клетки. Благодаря митозу новая клетка имеет точно то же число хромосом и качественно то же хроматиновое вещество, что и исходная клетка.

Мейотическое деление

Как указывалось ранее, Вейсман обратил внимание на то, что число хромосом в половых клетках наполовину меньше, чем в соматических. При оплодотворении особь «строится» из отцовских и материнских хромосом. Оказалось, что каждой отцовской хромосоме соответствует одна материнская, так что хромосомный набор новой особи состоит из определенного, диплоидного числа гомологичных пар хромосом (n пар). Если бы при образовании половых клеток не происходило уменьшение числа хромосом вдвое (гаплоидное число), каждая новая особь, возникающая путем слияния двух половых клеток, имела бы удвоенное число хромосом, и если бы этот процесс продолжался, число хромосом возрастало от поколения к поколению до «бесконечности».

Механизм, вызывающий редукцию хромосом в половых клетках, что обеспечивает постоянное для данного вида число хромосом, носит название редукционного деления или мейоза. Благодаря этому процессу природа сохраняет постоянство диплоидного числа хромосом для вида из поколения в поколение. У высших животных мейоз происходит в семенниках и яичниках. В яйцеклетке мейоз, как правило, заканчивается лишь непосредственно перед оплодотворением. Морфологическое строение мужских и женских гамет рассматривается в I томе руководства. Здесь мы приводим лишь тот материал, который представляет принципиальный интерес с точки зрения генетики.

Характерной особенностью мейоза являются два деления ядра при одном делении хромосом. В связи с этим различают мейоз I и мейоз II.

Для мейоза I характерны те же стадии, что и для митоза, но в некоторых пунктах имеются существенные отклонения. Сюда относятся профазы, отличающаяся большей продолжительностью, которая делится на следующие стадии: лептотенную, зиготенную, пахитенную, диплотенную и диакинез.

На рисунке 13 воспроизводится интерфаза (*a, g, m*) и все этапы профазы мейоза I.

Лептотенная стадия (рис. 13, *b, h, n*). Хромосомы имеют такой же вид, как в ранней профазе мейоза, за одним очень важным исключением: они состоят только из одной хроматиды и, следовательно, не расщеплены продольно. Внешне они отличаются от хромосом митоза еще и тем, что состоят из хромомеров, связанных с окрашивающимся веществом. По-видимому, хромомеры и гены идентичны. Хромосомы лептотены, встречающиеся в том же числе, что и хромосомы соматических тканей, нередко расположены в таком же порядке, как и в предшествующей телофазе с центромерами на одной стороне, и имеют вид букета.

Зиготенная стадия (рис. 13, *c, i, o*) характеризуется тем, что гомологичные хромосомы, из которых одна получена от матери, а другая — от отца, конъюгируют по всей своей длине. Это «слияние» (синапсис) представляет собой не только соединение парных гомологичных хромосом, но и гомологичных областей, то есть хромомеров (или генов).

Пахитенная стадия (рис. 13, *d, j, p*). В результате синапсиса видимое число хромосом уменьшается наполовину. Если число хромосом в лептотене

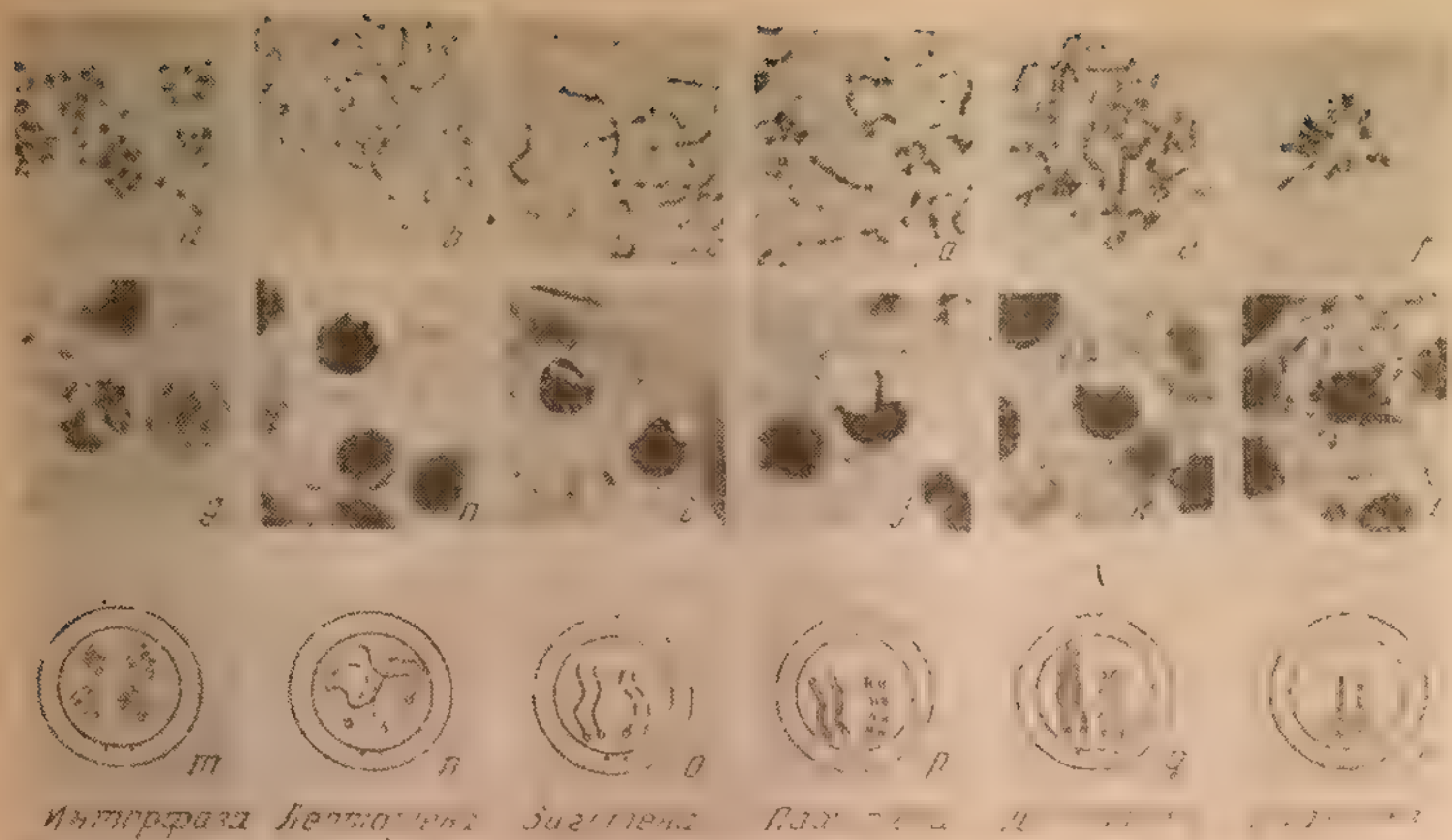


Рис. 13. Мейоз I (сперматоцит первого порядка быка). Стадии интерфазы и профазы (по Кнудсену и Брайну, 1958).

было $2n$, то теперь имеется n хромосомных элементов, причем каждый состоит из двух хромосом. Они известны под названием **б и в а л е н т о в**. После образования бивалентов клетка находится в стадии **п а х и т е н ы**. Эта стадия характеризуется тем, что по своему продольному делению биваленты вначале сходны с обычными митотическими хромосомами середины профазы, но в отличие от последних имеют два центромера, которые на протяжении всей стадии не делятся. Характерно также, что деление простых хромосом, которые в митозе появляются перед профазой, происходит примерно в середине пахитены. При этом оказывается, что каждый бивалент состоит из четырех нитей, в связи с чем пахитену часто подразделяют на стадию двух нитей и стадию четырех нитей. Каждая пара нитей спирально переплетается друг с другом.

Диплотенная стадия (рис. 13, *e, k, g*). После того как каждая хромосома разделилась на две пары хроматид, те силы, которые удерживали хромосомы вместе во время зиготены и пахитены, исчезают. Пары хромосом остаются, а пары хроматид расходятся. Начало расхождения двух гомологичных хромосом указывает на конец пахитены и начало диплотены. В действительности хромосомы расходятся не полностью, а соприкасаются в определенных точках, называемых **х и а з м а м и**. Эти хиазмы можно видеть (за исключением некоторых случаев, которых мы здесь не будем касаться подробнее) во время диплотены и некоторых других стадий у всех организмов. В каждом биваленте имеется по крайней мере одна хиазма; у некоторых организмов число хиазм может достигать 8—10. С помощью разносторонних цитологических исследований удалось обнаружить, что почти везде, где можно видеть хиазмы, происходит обмен хроматинового вещества между гомологичными хроматидами. Этот обмен следует рассматривать в связи с генетическим явлением, которое называется **п е р е к р е с т о м** (явление кроссинговера). Таким образом, в диплотене имеются хиазмы, связывающие пары хромосом, а в каждой хромосоме две хроматиды удерживаются неделимым центромером.

Диакинез (рис. 13, *f, l, r*). После диплотены постепенно наступает диакинез, соответствующий поздней профазе митоза. Хромосомы становятся толще и короче (щель между хроматидами становится трудно различимой), оболочка ядра растворяется, а хромосомы располагаются в плоскости метафазы;

клетка находится тогда в прометафазе мейоза I (рис. 14, *a, b, g, k*). В этой фазе формируется веретено.

Ранняя метафаза (рис. 14, *c, d, h, l*). На этой стадии центромеры в каждом биваленте располагаются довольно далеко друг от друга и не в такой плоскости, как во время митоза. Центромеры еще не разделены.

Ранняя анафаза (рис. 14, *e, i, m*). Во время анафазы центромеры играют ту же роль, что и «половинки» центромеров во время митоза. Постепенно отталкиваясь, они увлекают за собой обе связанные с ними хроматиды.

Результат анафазы во время первого мейотического деления часто описывают под видом расхождения всех хромосом, в противоположность митозу, при котором расходятся хроматиды. Хотя это в принципе и верно, следует все же отметить, что хромосомы, которые расходятся во время анафазы, и те, которые «сливаются» в зиготене, не одни и те же. В диплотене гомологичные хромосомы обменялись определенными частями, так что при расхождении они представляют собой новую комбинацию отцовской и материнской хромосом. Так, например, хромосомы состоят из одной отцовской хроматиды и одной хроматиды, которая состоит как из материнского, так и из отцовского вещества хроматид. Пойдет ли отцовский (или материнский) центромер к тому или другому полюсу определенного бивалента, будет зависеть, насколько можно судить, от случайности. Если в клетке имеется, например, 5 бивалентов, то все материнские центромеры идут к одному и тому же полюсу в одном из $32 (= 2^5)$ случаев; у крупного рогатого скота с 30 бивалентами это происходит в одном из 1 073 671 424 случаев.

Ранняя телофаза (рис. 14, *f, j, n*). Последней стадией мейоза I является телофаза. Она существенно не отличается от телофазы митоза. Оба новообразованных ядра переходят в более или менее заметную стадию покоя (интеркинез), когда они утрачивают сродство к красителям. От анафазы первого до метафазы следующего деления внешний вид хромосом при определенных условиях не изменяется.

Мейоз II. На рисунке 15 показан мейоз II сперматоцита второго порядка у быка. Мы ограничиваемся здесь лишь одним из сперматоцитов второго порядка, возникших при мейозе I (рис. 14, *f, j, n*).

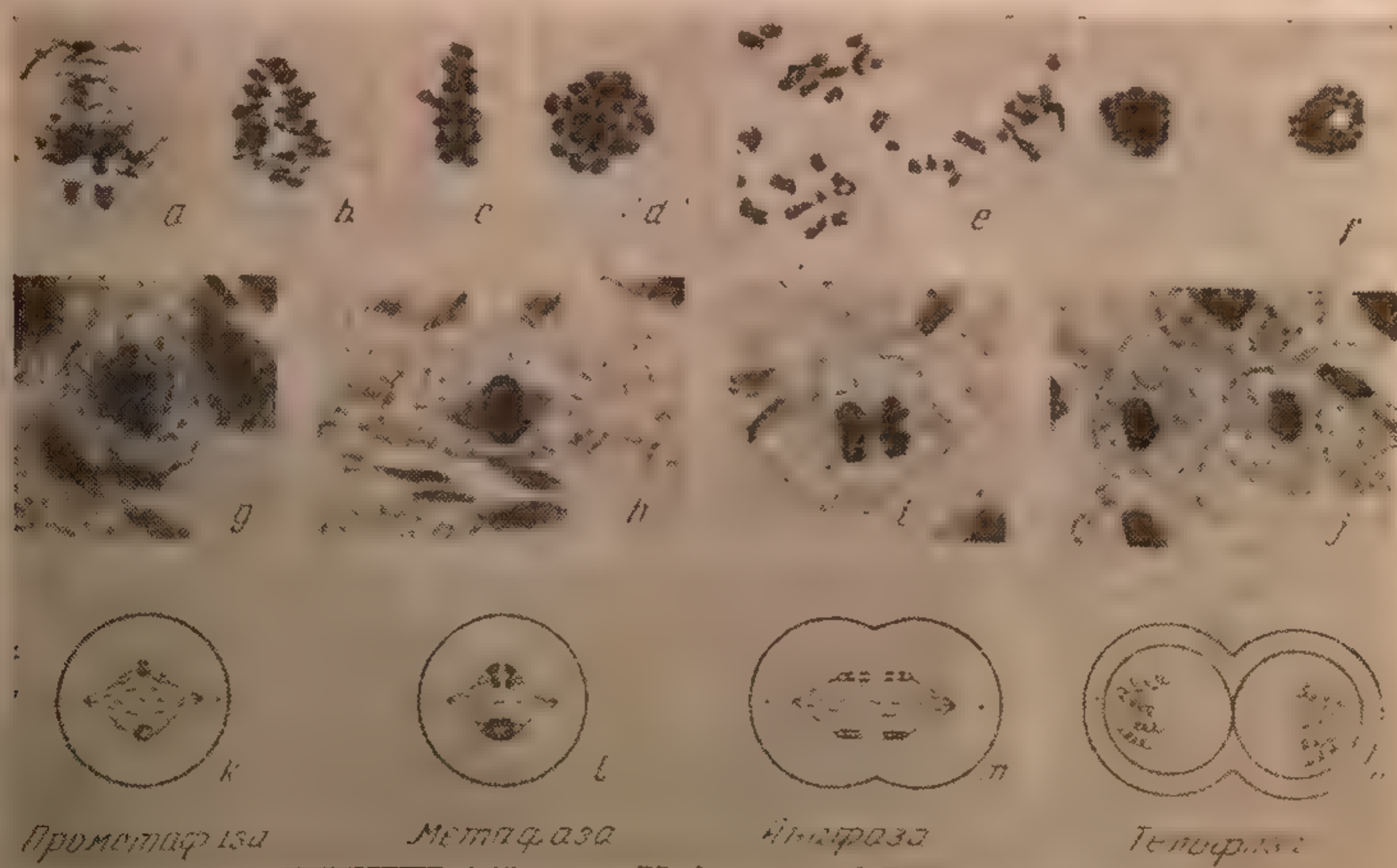


Рис. 14. Мейоз I (сперматоцит первого порядка быка). Стадии метафазы, анафазы и телофазы (по Кнудсену и Брайну, 1958).

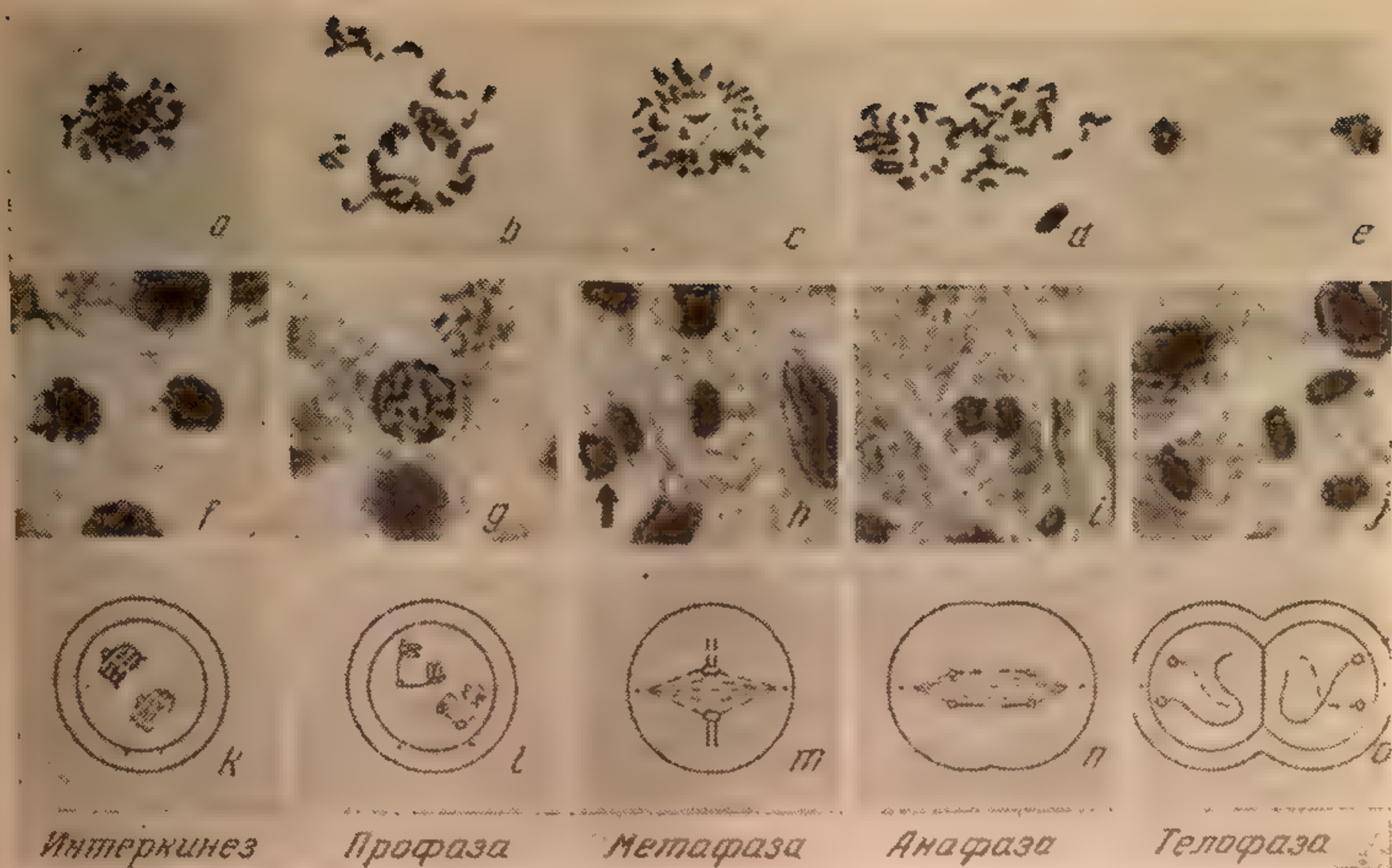


Рис. 15. Мейоз II (сперматоцит второго порядка быка) (по К н у д с е н у и Б р а й н у, 1958).

Если хромосомы не претерпевают изменений после анафазы мейоза, профазы, конечно, нет. Ядра телофазы переходят непосредственно в стадию прометафазы, характеризующуюся исчезновением ядерной оболочки и образованием веретена. Если хромосомы переходят в стадию покоя в интеркинезе между I и II мейозом (рис. 15, *a, f, k*), второе деление начинается обычно как профазы митоза. Однако прометафаза мейоза II отличается от обычной прометафазы наличием половинного числа хромосом. Можно видеть далеко отстоящие друг от друга хроматиды, которые удерживаются только центромером, а не расположены рядом (рис. 15, *b, g, l*).

В поздней метафазе унивалентные хромосомы располагаются на экваториальной пластинке (рис. 15, *c, h, m*); во время последующей поздней анафазы (*d, i, n*) происходит также расхождение отцовской и материнской хроматид (*e, j, o*), так что четыре клетки, появляющиеся в результате двух мейотических делений, могут представлять по отношению к простой хромосоме четыре различных типа. В одной из них имеется, например, материнская хромосома, во второй — отцовская, в третьей — хромосома, состоящая из части материнской и части отцовской хромосомы, а в четвертой находятся противоположные части хромосом третьей клетки. При большем числе хромосом имеется бесконечно много возможностей для различных комбинаций.

Расположение генов в хромосомах. Сцепление и кроссинговер

Наследственные задатки (гены), которые передаются от родителей потомкам, должны, очевидно, находиться в половых клетках. Весь вопрос о том, в каком месте половой клетки они могут располагаться. В связи с тем, что мужские половые клетки, как известно, практически не несут цитоплазмы, все внимание ученых сосредоточилось на ядре. Уже тот факт, что ядро получает половину своих хромосом от отца, а половину — от матери, заставляет предполагать, что носителями генов являются хромосомы. В предыдущем разделе было показано, что в соматических тканях (и в гамето-гопиях) хромосомы встречаются попарно и что во время мейоза происхо-

дит редукционное деление, в результате чего половые клетки содержат лишь одну из двух хромосом каждой пары. Согласно законам наследственности Менделя, наследственные задатки также встречаются у особей попарно, и гены (например, A и a) во время деления половых клеток (гаметогенеза) расходятся так, что каждая половая клетка обладает лишь одним геном из пары. Система генов, входящая в хромосомный набор гаметы (по одному гену из каждой пары), носит название генома.

В цитологических исследованиях было установлено, что распределение хромосом полностью соответствует распределению генов по первому закону Менделя. Однако второй закон Менделя очень трудно доказать чисто цитологически, так как различить отдельные хромосомы одной пары невозможно. Все же у некоторых видов кузнечиков имеются небольшие видимые различия между двумя гомологичными хромосомами, по которым можно проследить распределение и сочетание отдельных хромосом во время мейоза. При этом оказалось, что распределение хромосом полностью согласовывалось со вторым законом Менделя.

В результате исследования менделирующих признаков и цитологического изучения хода редукционного деления были установлены следующие два очень важных правила.

1. В гомологичных хромосомах два гена, являющиеся аллелями по отношению друг к другу, располагаются в одном месте (локусе) друг против друга.

2. Две (или более) пары генов, обнаруживающих свободное сочетание по второму закону Менделя, лежат в разных хромосомах.

Правильность этих положений была подтверждена открытием явления сцепления. Как у растений, так и у животных в каждой хромосоме находится много генов, и они, следовательно, не могут свободно комбинироваться по второму закону Менделя. Вскоре после вторичного открытия законов Менделя у многих видов было доказано наличие большего количества менделирующих признаков, чем число пар хромосом у данного вида. При одновременном изучении двух (или нескольких) признаков были получены отклоняющиеся числовые соотношения; в отдельных случаях расщепление давало отношение $1 : 1$ у признаков, которые при обратном скрещивании должны были давать четыре различных типа (по 25% каждого). Такие гены проявили полное сцепление. Однако при других скрещиваниях наблюдали избыток одних и недостаток других типов (рис. 16).

В опытах с двумя парами генов обнаружилось, что в избытке всегда были родительские типы, тогда как оба новых типа, возникающие в результате перекрестных комбинаций, встречались реже. Следовательно, между двумя парами генов имело место сцепление, но оно было не полным, а в определенном числе случаев происходил кроссинговер.

Сцепление между генами выявляется в том, что возникающие в F_1 комбинации генов (то есть те, которые приводят к появлению гибридов) обнаруживают тенденцию выступать в избыточном количестве, если особь F_1 образует половые клетки. Обычно говорят, что если сцеплены два доминантных (а следовательно, также и два рецессивных) гена, то гены находятся в фазе сцепления; если же сцеплены доминантный и рецессивный гены, то они находятся в фазе отталкивания. По частоте образования перекрестных комбинаций гамет эти две фазы не различаются.

С годами был обнаружен целый ряд примеров сцепления генов. Кроме того, путем повторных скрещиваний между типами, у которых обнаруживалось сцепление, было установлено удивительное постоянство частоты образования рекомбинационных типов. В то же время в отношении разных пар генов внутри одного вида наблюдается большое различие. Образование гамет $a-B$ и $A-b$ зависит от появления хиазмы между генами A и B . Если вероятность образования хиазмы по всей длине хромосомы одна и та же, процент кроссинговера возрастает пропорционально расстоянию между генами. Следовательно, все гены одной хромосомы располагаются в определенном порядке

по отношению друг к другу. Расстояние между генами можно измерить, используя процент кроссинговера. Условная единица расстояния между генами (1% кроссинговера) называется сантиморганом (морганидой).

Сцепление между генами наиболее просто объяснить, если предположить, что гены одинаковых хромосом располагаются на определенном расстоянии друг от друга. Объяснение кроссинговера следует искать в явлениях, происходящих во время мейоза I. В местах образования хиазм происходит

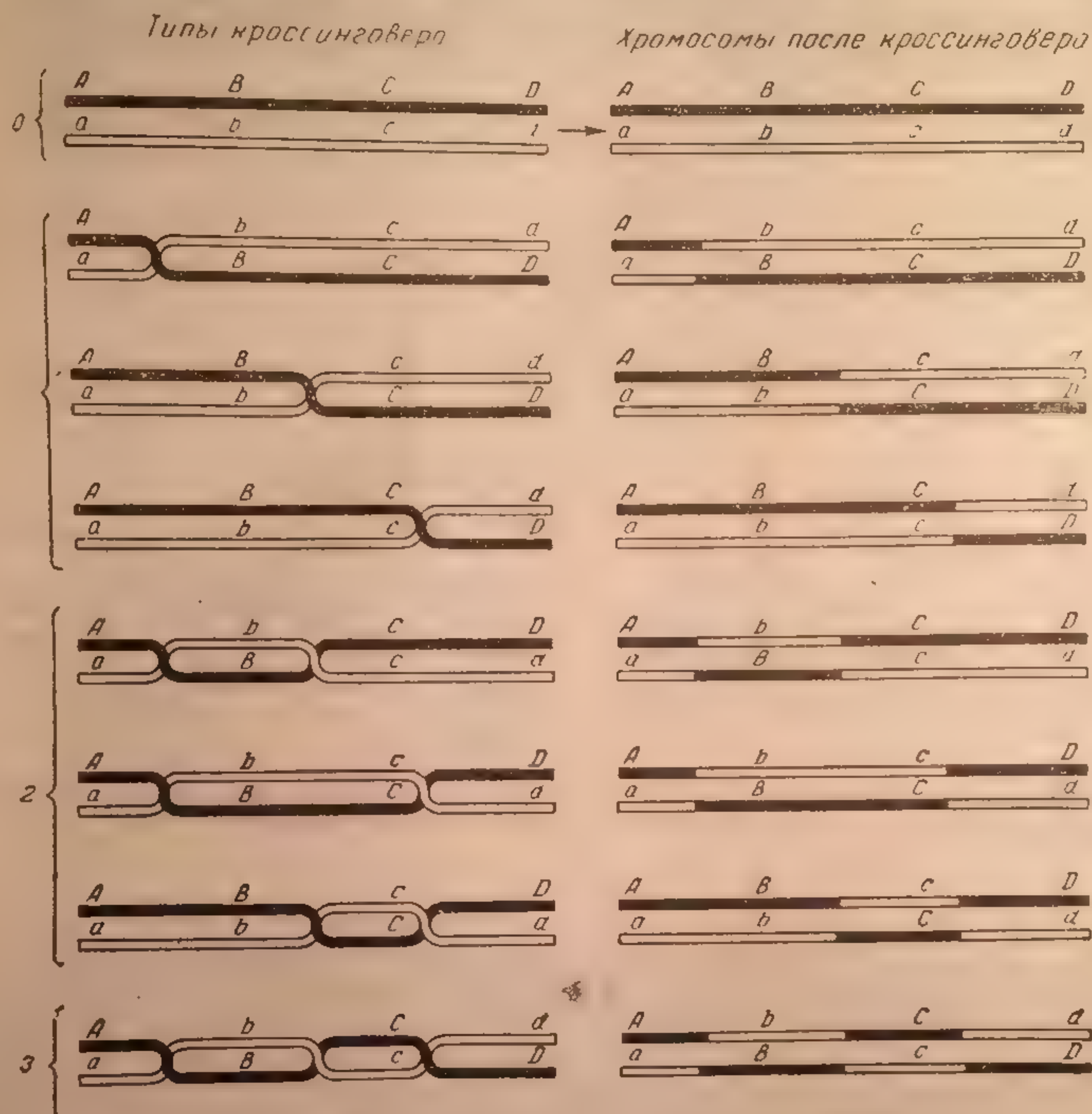


Рис. 16. Генетические следствия кроссинговера (перекреста):

а — отсутствие кроссинговера; 1 — простой, 2 — двойной и 3 — тройной перекресты. В правой части рисунка показаны возможности перекombинации четырех разных сегментов хромосомы (по Уайтингу, 1950).

обмен кусками хромосом, что и является причиной кроссинговера. Но в каждой точке хромосом происходит обмен частями только между двумя из четырех хроматид в пахитене—диплотене.

Однако процент кроссинговера не может быть больше 50, а при приближении к этой величине результат кроссинговера нельзя отличить от свободной комбинации генов в процессе образования гамет. Чтобы решить, имеет ли здесь место сцепление (например, между генами А и В), нужно взять третий признак (С) и проследить, как будут вести себя первые два признака по отношению к третьему. На основе постоянного процента кроссинговера при обратном скрещивании с двойным рецессивом удалось составить карты некоторых хромосом. Принцип метода определения взаимного размещения генов состоит в следующем: если два гена, например А и В, сцеплены и ген А обнаруживает сцепление с третьим геном С, то гены В

и *C* также должны быть сцеплены. Далее, если процент кроссинговера между *A* и *B* составляет 25%, а между *B* и *C* — 15%, то остается только определить процент кроссинговера между *A* и *C*. Если будет установлено, что он равен 40%, тогда гены должны располагаться в следующем порядке: $A \leftarrow (25\%) \rightarrow B \leftarrow (15\%) \rightarrow C$. Но если кроссинговер составляет только 10%, последовательность должна быть $A \leftarrow (10\%) \rightarrow C \leftarrow (15\%) \rightarrow B$.

С помощью этого метода удалось составить карты многих хромосом у некоторых животных (и растений), то есть, с одной стороны, установить, какие гены относятся к одной группе сцепления (лежат в одинаковых хромо-

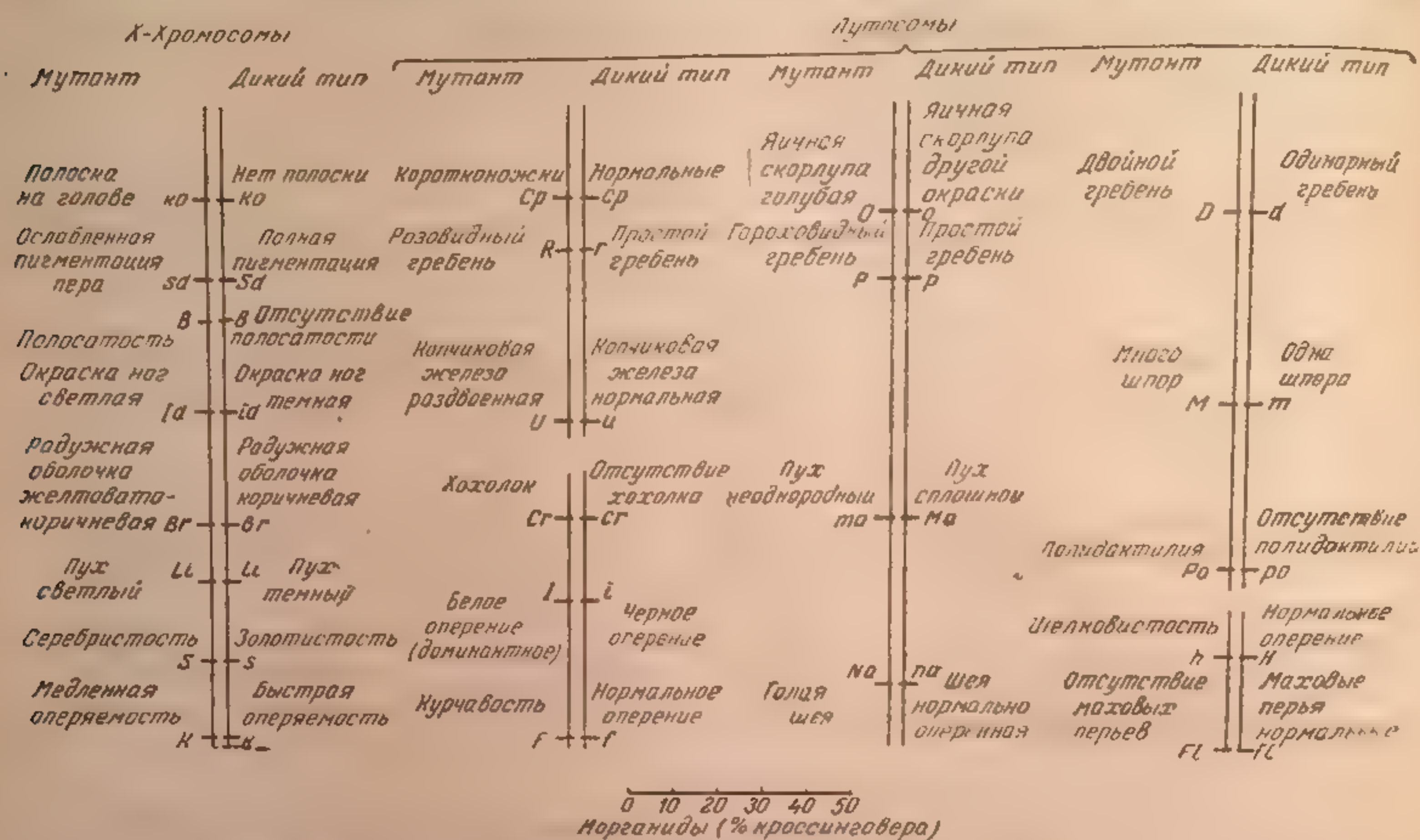


Рис. 17. Хромосомная карта локализованных до настоящего времени генов у кур — 6 групп сцепления, одна из которых связана с X-хромосомой (по Хатту [39]).

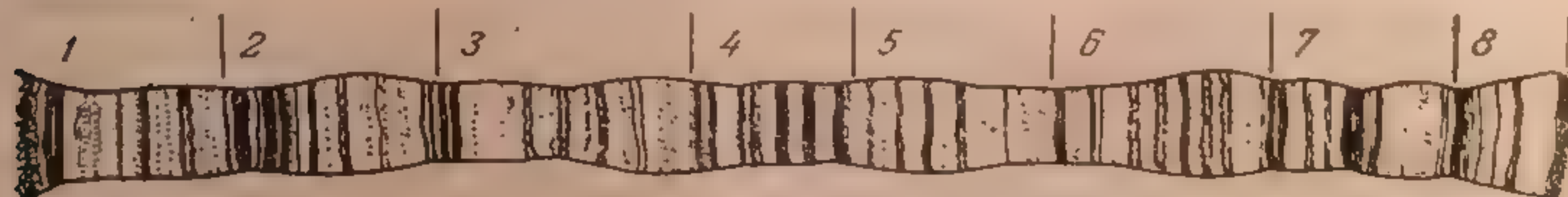


Рис. 18. Схема участка хромосомы слюнных желез у дрозофилы. Цифрами показаны места расположения восьми различных генов в разных участках хромосомы.

сомах), а с другой — определить расстояние между генами. Это относится главным образом к дрозофиле; но у мышей, крыс, кроликов и кур также доказано наличие многих групп сцепления. Теоретически число групп сцепления равно гаплоидному числу хромосом, но до сих пор не удалось еще доказать наличие такого числа групп у исследованных позвоночных. Для примера приводим на рисунке 17 карту хромосом курицы, охватывающей 6 групп сцепления. В первой, самой большой группе доказано наличие 14 генов, остальные 5 групп до сих пор охватывают всего 2—3 гена. Такую карту всегда следует принимать с известной оговоркой, потому что мы не в состоянии цитологически идентифицировать отдельные гены в хромосомах. У некоторых насекомых, например в слюнных железах дрозофилы, встречаются «гигантские хромосомы», в которых удалось локализовать гены. Кусок такой гигантской хромосомы изображен схематически на рисунке 18.

Следует также упомянуть, что путем сложения установленных расстояний между генами удалось определить относительную длину хромосом. В отношении крупных домашних животных неизвестно, происходит у них

и *C* также должны быть сцеплены. Далее, если процент кроссинговера между *A* и *B* составляет 25%, а между *B* и *C* — 15%, то остается только определить процент кроссинговера между *A* и *C*. Если будет установлено, что он равен 40%, тогда гены должны располагаться в следующем порядке: $A \leftarrow (25\%) \rightarrow B \leftarrow (15\%) \rightarrow C$. Но если кроссинговер составляет только 10%, последовательность должна быть $A \leftarrow (10\%) \rightarrow C \leftarrow (15\%) \rightarrow B$.

С помощью этого метода удалось составить карты многих хромосом у некоторых животных (и растений), то есть, с одной стороны, установить, какие гены относятся к одной группе сцепления (лежат в одинаковых хромо-

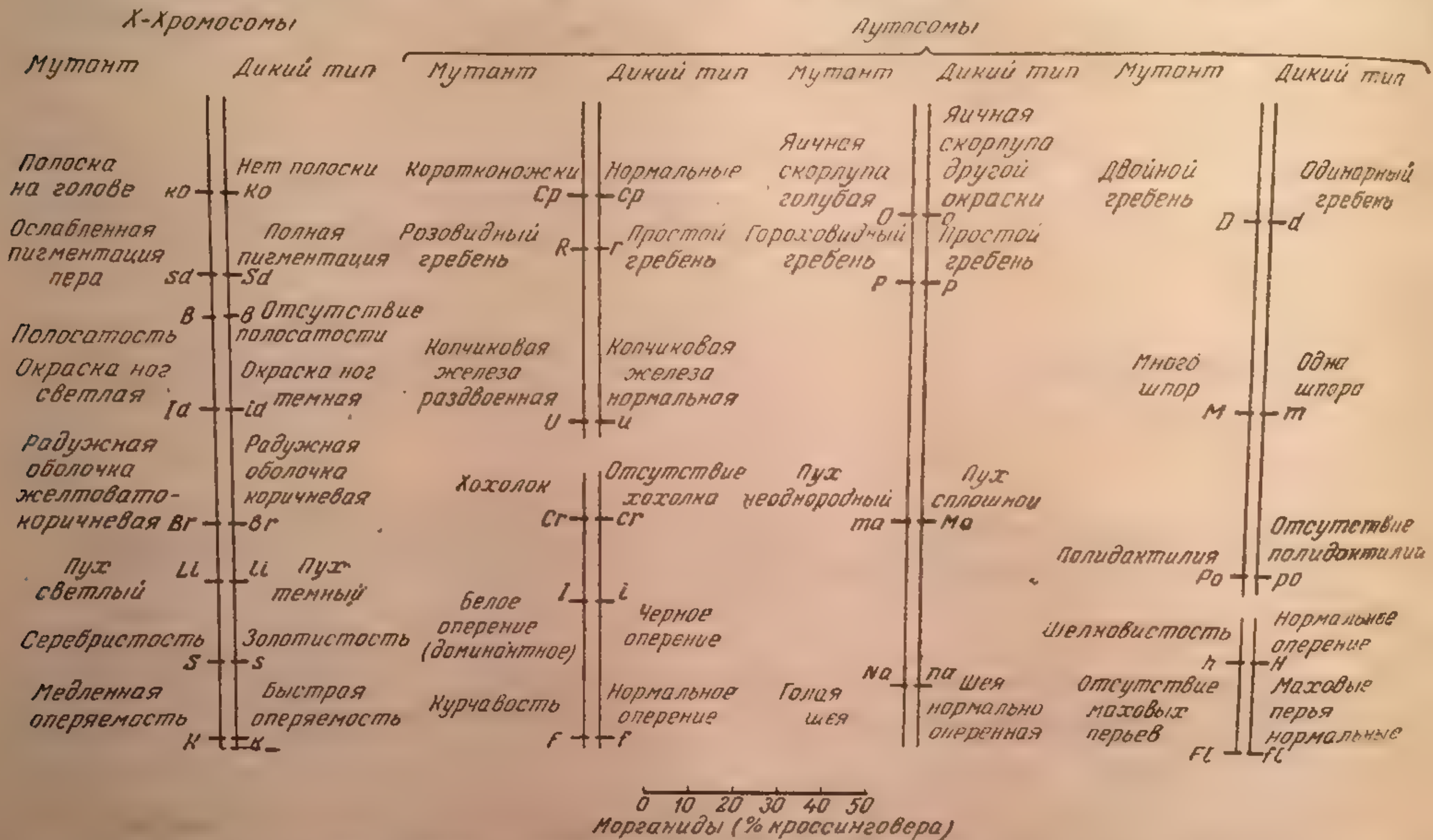


Рис. 17. Хромосомная карта локализованных до настоящего времени генов у кур — 6 групп сцепления, одна из которых связана с *X*-хромосомой (по Х а т т у [39]).



Рис. 18. Схема участка хромосомы слюнных желез у дрозофилы. Цифрами показаны места расположения восьми различных генов в разных участках хромосомы.

сомах), а с другой — определить расстояние между генами. Это относится главным образом к дрозофиле; но у мышей, крыс, кроликов и кур также доказано наличие многих групп сцепления. Теоретически число групп сцепления равно гаплоидному числу хромосом, но до сих пор не удалось еще доказать наличие такого числа групп у исследованных позвоночных. Для примера приводим на рисунке 17 карту хромосом курицы, охватывающей 6 групп сцепления. В первой, самой большой группе доказано наличие 14 генов, во второй — 2, в третьей — 3 гена. Такую карту

сцепление или нет. По аналогии можно заключить, что оно должно происходить, хотя до сих пор этого не удалось доказать. После того как стало известно число локусов — носителей генов групп крови у крупного рогатого скота и свиней, увеличилась вероятность найти отдельные группы сцепления и у этих видов животных.

Если гены располагаются в хромосомах на большом расстоянии друг от друга, частота кроссинговера может быть большой. С другой стороны, два гена могут находиться так близко друг от друга, что кроссинговер почти никогда не происходит, и поэтому такая пара ведет себя так, как один ген с плейотропным действием. В связи с этим ген можно определить как самый большой отрезок хромосомы, который в наследовании ведет себя как один фактор.

Новые исследования показали, что граница между аллелями и неаллелями менее резкая, чем это полагали раньше. Имеются примеры того, что гены, которые функционально ведут себя как аллели, в действительности расположены в различных локусах. Частота кроссинговера между ними настолько мала, что его трудно установить (пожалуй, в одном из тысячи случаев). Такие гены называют псевдоаллелями. Возможно, что в группах крови крупного рогатого скота мы имеем дело именно с псевдоаллелями, хотя доказательств этого еще нет.

В заключение можно сказать, что, согласно цитогенетическим исследованиям, аллельные гены располагаются рядом друг с другом в гомологичных хромосомах; поэтому они являются лишь различными формами одного и того же локуса. Между генами, лежащими на одной хромосоме, кроссинговер может происходить только тогда, когда расстояние между ними достаточно велико для образования хиазмы. Это проявляется в новых типах комбинаций, которых, однако, относительно меньше, чем при комбинаторике не сцепленных генов. Если же гены лежат настолько близко, что кроссинговер невозможен, они ведут себя как один ген. В то время как свободная комбинация генов при образовании половых клеток обуславливает генетическую изменчивость, сцепление действует в этом отношении как тормозящий фактор. В известной мере этому противодействует кроссинговер.

Гаметогенез и оплодотворение

По практическим соображениям гаметогенез (образование половых клеток) делят на мужской и женский гаметогенез, хотя с точки зрения генетики между ними нет существенного различия. У самцов гаметогенез именуется сперматогенезом, тогда как у самок он называется оогенезом.

Сперматогенез

Еще на эмбриональной стадии развития организма в проксимальной части семенных канальцев путем ряда митотических делений клеток образуются так называемые сперматогонии. Но только с наступлением половой зрелости сперматогонии начинают делиться (митотически) и образуют сперматоциты первого порядка.

Гистологически можно различить два типа сперматогониев (одного происхождения): тип *A*, функцией которого является новообразование сперматогониев, и тип *B*, который делится на сперматоциты первого порядка. В литературе описано, что клетки *A* дважды митотически делятся на дочерние и внучатые клетки. Эти деления протекают синхронно. При третьем делении происходит необратимое превращение клеток *A* в клетки *B*, которые по размеру значительно меньше первых. В клетках *B* также происходят два митотических деления, и лишь после этого на основании изменившейся структуры и формы их можно считать сперматоцитами первого порядка. После

периода покоя, который у половозрелого животного может составлять несколько часов, форма их внезапно изменяется. Они принимают вид закруженных клеток с одним ядром, которое находится в стадии лептотены. Следовательно, сперматоциты первого порядка можно определить как мужские зародышевые клетки, готовящиеся к мейозу. Затем они медленно развиваются через зиготену, пахитену (2 стадии), диплотену и диакинез. Длительность этих стадий весьма различна. У крыс, у которых пытались установить продолжительность отдельных стадий, обнаружилось, что лептотена наступает примерно через 135 часов после первого деления клеток типа А. Продолжительность лептотенной стадии составляет около 25 часов, что, вероятно, обусловлено «взаимным ожиданием» клеток. С началом этой стадии наступает отчетливо выраженная синхронизация, приводящая к возникновению сперматогонических волн. Зиготена длится всего около 9 часов.

Две последующие стадии, а именно ранняя пахитена (стадия двойного тяжа) и поздняя пахитена (стадия четырех тяжей), продолжаются значительно дольше — 58 и 89 часов. Зато клетке требуется всего несколько часов, чтобы пройти через диплотену и диакинез, который длится очень недолго. Растворение клеточной оболочки (в диакинезе), равно как в профазе и метафазе тоже, по-видимому, происходит быстро. В особенности это относится к анафазе, то есть стадии, когда происходит собственно редукционное деление. Интересно, что веретено нередко остается видимым почти до телофазы, граничащей с интерфазой. С окончанием телофазы завершается мейоз I, образуются два сперматоцита второго порядка.

Сперматоциты второго порядка имеют округлую форму и относительно большое ядро. Во время интерфазы (наступающей вслед за телофазой мейоза I) хромосомы состоят из двух хроматид, удерживающихся вместе центромером. Вскоре сперматоциты начинают делиться. Профаза, как и метафаза, непродолжительна, тогда как анафаза требует, по-видимому, несколько больше времени. Эти фазы протекают точно так же, как при обычном митозе, то есть во время метафазы центромер делится, а в анафазе половинки каждой хромосомы расходятся к полюсам. Деление единственной хроматиды происходит, вероятно, не раньше чем во время последующей телофазы или во время превращения новообразованного сперматиды в сперматозоид.

Из каждого сперматоцита второго порядка образуются, таким образом, две сперматиды; это значит, что из каждого сперматоцита первого порядка образуется четыре сперматиды (то есть четыре сперматозоида) (рис. 19). При двух парах аллелей они могут иметь различный генный состав (по 25% от каждого типа). Если речь идет только о паре аллелей, тогда половина имеет одну, а вторая половина — другую аллель.

Во время последующих стадий происходят структурные изменения формы, например образование акросомы из аппарата Гольджи, где встречаются мелкие гранулы. Они «сливаются» в так называемое ядро акросомы, из которого образуется чехлик головки. Клеточное ядро уплотняется, а из цитоплазмы развиваются остальные характерные элементы сперматозоида. Весь процесс формирования сперматозоида, от первого деления клетки А до зрелого сперматозоида, занимает примерно 20—25 дней¹.

Оогенез

После индифферентной стадии, во время которой образуется зародышевый эпителий, у плода наступает дифференциация пола. Развитие половой железы начинается с того, что некоторые первичные зародышевые клетки мигрируют в мозговое вещество и посылают оттуда тяжи через белковую

¹ Как показали более поздние опыты, проведенные с помощью радиоактивных изотопов, процесс сперматогенеза у баранов длится 49—51 день, у петухов — 7—12 дней, у мышей — 42 дня. — Прим. ред.

оболочку в корковый слой. В том случае, если эти клетки не мигрируют, а с самого начала остаются в корковом веществе, половая железа развивается в яичник и мозговое вещество полностью дегенерирует. Кора яичника утолщается вследствие ряда митотических делений оогоний. В то время как раньше считали, что общее число оогоний полностью определяется уже



Рис. 19. Схема гаметогенеза у высших животных (по М ю н т ц и н г у, 1953).

к моменту рождения, новые исследования показали, что у самок новообразование оогоний происходит в течение всего периода их созревания и половой активности.

Так же как и при сперматогенезе, оогонии делятся, образуя ооциты первого порядка (первичные ооциты). Но далеко не все они превращаются в дальнейшем в яйцо. Постепенно из окружающей ткани образуется слой гранулезных клеток и одновременно слой клеток теки; развивается фолликул. Он начинает сильно расти, и в нем появляется полость. Величина фолликула зависит от вида животных, но зрелый ооцит (незрелое яйцо) у всех млекопитающих имеет приблизительно одинаковую величину.

Число ооцитов в яичнике, несмотря на непрерывное новообразование, зависит от возраста. У самок крыс, на которых изучали эту зависимость, число ооцитов непосредственно по достижении половой зрелости составляет от 7 до 10 тыс.; у стареющих особей вместе с угасанием половой активности это число уменьшается примерно на одну треть. Совершенно очевидно, что лишь немногие ооциты достигают зрелости.

Когда ооцит (яйцо) достигает нормальной величины, наступает мейоз I. Процессы I и II мейотического деления тесно связаны с фазами течки. В фазе

проэструса все развивающиеся в яйцо ооциты находятся в стадии покоя (интерфаза). Лишь через несколько часов после наступления течки (эструс) начинается собственно деление, сопровождающееся концентрацией хроматина в ядре. У свиньи наблюдали отчетливую профазу через 18 часов после начала течки. Спустя еще 6—8 часов яйцо находится в метафазе мейоза I. По завершении этой фазы яйцо проходит анафазу и телофазу. Однако равномерного деления цитоплазмы здесь не происходит. По своим размерам первичный ооцит значительно больше первичного сперматоцита, а ядро составляет лишь очень маленькую часть его. В метафазе мейоза I ядро располагается недалеко от оболочки клетки. Веретено ядра образуется (в норме) под прямым углом к оболочке, и при формировании обоих вторичных ооцитов отщипывается маленькая полярная клетка, которая состоит почти исключительно из ядра. Это означает, что вторая клетка (яйцо) сохраняет свою величину.

После отделения первой полярной клетки яйцо проходит через интерфазу к профазе и метафазе мейоза II (см. рис. 19). Здесь уже деление прекращается, и яйцо остается на этой стадии до оплодотворения.

Что касается поведения хромосом, то оно в принципе совершенно одинаково в отдельных фазах мейоза при образовании как женских, так и мужских половых клеток. Существенное различие заключается в образовании полярной клетки во время первого мейотического деления. После оплодотворения мейоз продолжается с образованием дальнейшей полярной клетки, так что в оплодотворенном яйце можно видеть две полярные клетки, не в нем самом, а внутри оболочки, окружающей его (*zona pellucida*). У тех видов животных, у которых созревание яйца зависит от контуса (или иного первого раздражителя), деление ооцита начинается несколькими часами позже. Так, у крольчих, у которых овуляция происходит примерно через 10 часов после покрытия, первое мейотическое деление начинается уже через 4—6 часов после покрытия, тогда как поздняя метафаза наблюдается за 1—2 часа до выделения яйцеклетки.

Сам процесс созревания яйца, то есть протекание мейоза, исследовался подробно лишь у немногих животных. Однако нет никаких оснований предполагать, что здесь имеются какие-либо большие различия. То же относится и к вопросу о том, происходит непрерывное новообразование оогониев (а следовательно, и ооцитов) или их число уже полностью детерминировано при рождении. Доказательство непрерывного новообразования оогониев и ооцитов было получено при исследовании мышей, которое ясно показало, что митотическая активность зародышевого эпителия подвержена характерным колебаниям, тесно связанным с состоянием полового цикла. Исследование Буллога (1946) дало следующие результаты.

| Стадия течки | Число митозов в зародышевом эпителии |
|----------------|--------------------------------------|
| Диэструс 1 | $20,1 \pm 17,4$ |
| » 2 | $21,0 \pm 13,1$ |
| » 3 | $32,2 \pm 11,1$ |
| Прозэструс | $69,7 \pm 14,7$ |
| Эструс ранний | $78,8 \pm 16,5$ |
| » максимальный | $104,8 \pm 22,2$ |
| » поздний | $1109,2 \pm 300,0$ |
| Метэструс | $101,7 \pm 34,6$ |

Следует также отметить, что максимальная митотическая активность зародышевого эпителия почти совпадает по времени с I и II мейотическими делениями первичных и вторичных ооцитов.

Оплодотворение

Непосредственное исследование процессов оплодотворения у млекопитающих очень затруднительно. Но такие исследования можно провести на низших животных, и все, что нам в настоящее время известно о процессах оплодотворения, в значительной мере основано на заключениях по аналогии. Следует, однако, отметить, что за последние годы были проведены наблюдения

за механизмом оплодотворения и у млекопитающих (крыса и кролик), что оказалось возможным благодаря современным микроскопам. Этими наблюдениями установлено, что и в отношении мейоза между низшими животными и млекопитающими принципиальных различий нет. Лишь незначительное число сперматозоидов из семени самца, эякулированного в половых путях самки, достигает яйцеводов, где и происходит оплодотворение. При этом оказалось, что в первой фазе оплодотворения в яйцо проникает не один, а значительно больше сперматозоидов. Под микроскопом видно много сперматозоидов (возможно до 100), плавающих внутри *zona pellucida*. Но при нормальных условиях лишь один сперматозоид участвует в собственно оплодотворении, которое состоит в том, что сперматозоид вначале превращается в ядро (мужской пронуклеус), а затем приближается к женскому пронуклеусу для последующего слияния с ним. Прежде чем это произойдет, в женском ядре должно завершиться второе мейотическое деление, что имеет место при проникновении сперматозоида в яйцо. Лишь после слияния обоих пронуклеусов оплодотворение можно считать полным. После слияния, при котором оба гаплоидных набора хромосом становятся невидимыми, наступает период покоя, переходящий затем в профазу. Теперь каждая хромосома состоит из двух хроматид. В прометафазе оболочка ядра растворяется или исчезает, хромосомы располагаются на экваториальной пластинке безотносительно к гомологичному партнеру. В последующие фазы хромосомы делятся чисто митотически, и поэтому все соматические клетки получают одинаковый набор хромосом.

При слиянии наследственного вещества отца и матери начинается развитие зиготы, которая, следовательно, получает половину этого вещества с хромосомами отца, а половину — с хромосомами матери.

Число хромосом у различных видов домашних животных

Как мы упоминали ранее, в метафазе после фиксации клетки и окрашивания хромосом можно определить их число. У большинства видов животных имеется относительно много хромосом, отличающихся небольшими размерами (рис. 20). Несмотря на многочисленные исследования, действительное число хромосом для ряда видов животных еще точно не установлено. Так, лишь в 1954 г. (Сакс) было установлено, что у свиньи $2n$ хромосом равно 40. Эта цифра была определена уже в 1917 г., позднее ее уменьшили до 38, а в 1951 г. появилось сообщение, что у свиньи имеется 32 хромосомы. У кур

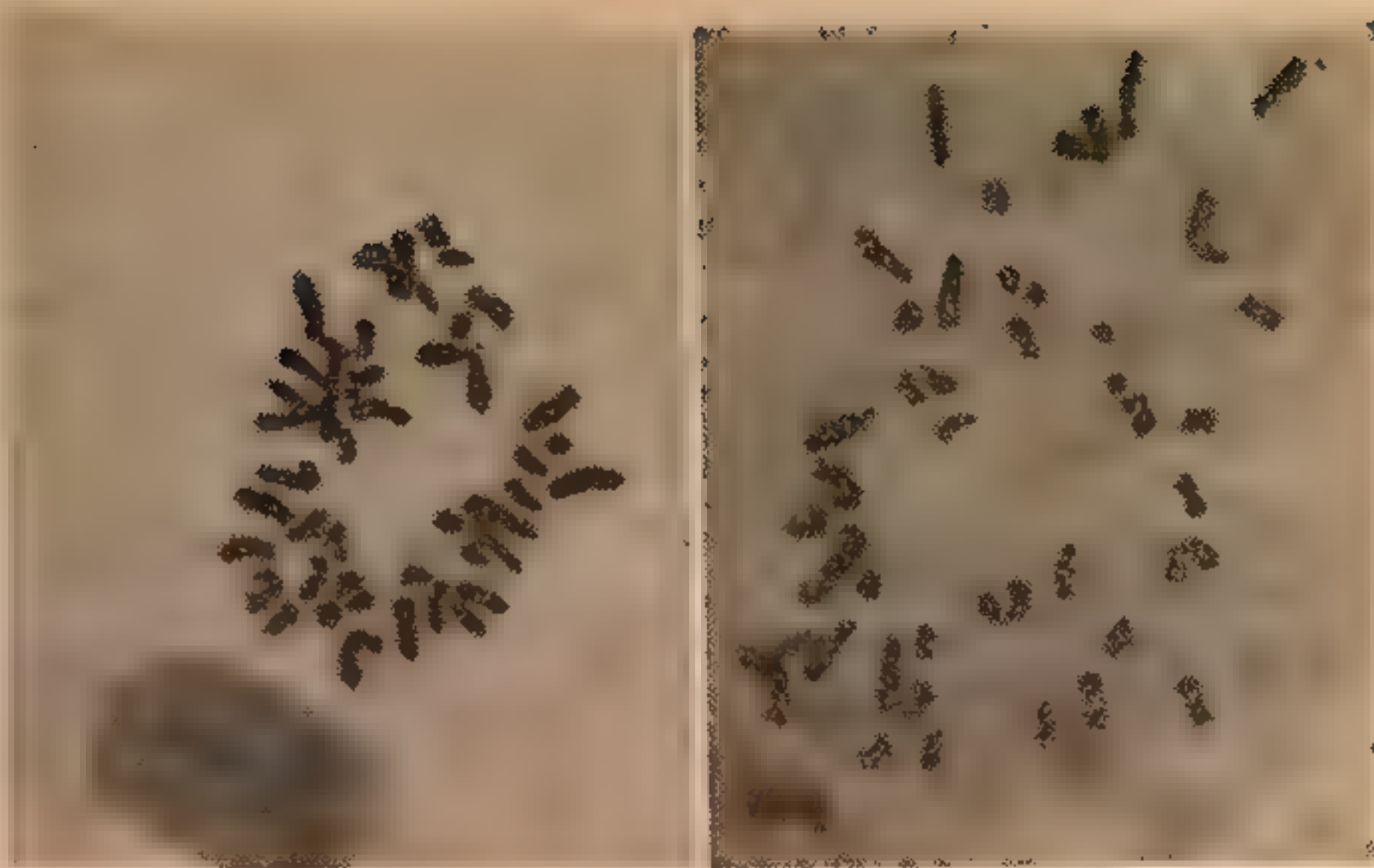


Рис. 20. Микрофотография набора хромосом у кролика ($2n=44$). Слева — хромосомы клеток семенника, справа — бластоциста (по Венге, 1954).

в результате подсчета хромосом число их увеличилось с 12 (в 1906 г.) до 78 (в 1939 г.). В новом исследовании (Ньюкомер, 1957) правильность первой цифры подтвердилась. Такое несовпадение в подсчетах объясняется появлением хромосомных элементов, то есть мелких телец с гетерохроматической функцией, которые, не проявляя собственно структуры хромосом, рассматриваются многими цитологами как хромосомы. При помощи гипотонического раствора можно выявить различие между хромосомами и хромосомами. У многих видов домашних животных число хромосом еще точно не установлено. Это объясняется не только вышеупомянутыми причинами, но и различием технических методов исследования (Венге, 1954).

Ниже приводится таблица, в которой указано число хромосом у гомогаметных полов домашних животных и некоторых пушных зверей (Маккино [58]).

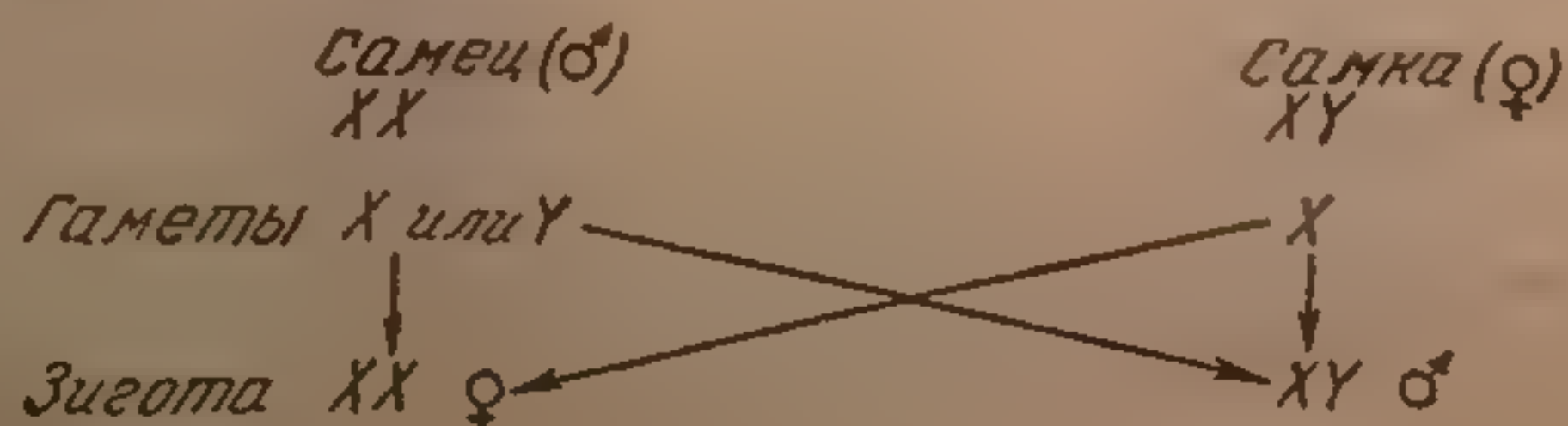
| Вид | Число хромосом (2n) | Вид | Число хромосом (2n) | Вид | Число хромосом (2n) |
|--------------------------------|---------------------|------------------|---------------------|--------------------|---------------------|
| Крупный рогатый скот | 60 | Кролик | 44 | Курица | 12* [78] |
| Коза | 60 | Бобер | 42 | Индеечка | 82 |
| Овца | 60 | Норка | 28 | Цесарка | 76 |
| Свинья | 40 | Лисица | 38 | Голубь | 62 |
| Лошадь | 66 | Собака | 78 | Утка | 80 |
| | | Кошка | 38 | | |

* По Ньюкомеру.

Определение пола и наследование, сцепленное с полом

Для высших животных характерно соотношение полов 1 : 1, то есть самцы и самки появляются в равном количестве. У различных видов наблюдаются небольшие отклонения от этого числового соотношения, но они, как полагают, обусловлены вторичными факторами. Когда появилась возможность определить первичное соотношение полов, оказалось, что оно аналогично соотношению расщепления при скрещивании гетерозиготной особи (Aa) с гомозиготной (aa). Действительно, это простое расщепление представляет собой модель наследования пола. Один пол гетерозиготен по определяющим пол генам (гетерогаметный пол), тогда как другой гомозиготен (гомогаметный пол) и поэтому образует лишь один тип половых клеток.

Эту простую теорию определения пола удалось подтвердить цитологическими исследованиями. Оказалось, что у гетерогаметного пола встречается одна пара хромосом, которая фактически не является настоящей парой, так как по внешнему виду эти хромосомы неодинаковы (гетероморфные хромосомы); одна из них — Y-хромосома — отсутствует у гомогаметного пола, который вместо этого имеет две хромосомы другого типа — X-хромосомы. Гены, определяющие пол развивающейся зиготы, лежат в этих хромосомах, получивших название половых хромосом. Остальные хромосомы называются аутосомами. Механизм наследования пола можно изобразить следующим образом:



У млекопитающих мужской пол гетерогаметен, у птиц самец относится к гомогаметному полу (см. диаграмму).

Многие исследования показывают, что пол определяется соотношением равновесия между факторами, которые действуют в направлении развития мужского или женского пола. Так, у дрозофилы гены, определяющие женский пол, лежат в X-хромосомах, тогда как аутосомы (A) обуславливают развитие мужского пола; $2X + 2A$ дают нормальную самку, а $XU + 2A$ — нормального самца. При нарушениях редукционного деления могут возникнуть и другие комбинации, например $2X + 3A$; в этом случае получаются интерсексы, то есть формы, промежуточные между самцом и самкой, так как здесь не имеют перевеса ни мужские, ни женские факторы. На опыте с бабочками непарного шелкопряда (*Lymantria dispar*) Гольдшмидт (1934) показал, что в пределах различных рас этого вида факторы, определяющие мужской и женский пол, обладают различной силой. Если при скрещивании между расами не преобладает ни тот, ни другой фактор, возникает интерсексуальность. По-видимому, интерсексуальность, как следствие нарушения соотносительного равновесия подобного рода, может встречаться и у млекопитающих и у птиц (Кру [13]).

В X-хромосомах находятся и другие гены; при этом в отношении обуславливаемых ими свойств часто встречается особый тип наследования, так называемое наследование, сцепленное с полом.

В то время как стабильное определение пола предполагает, что определяющие пол гены, которые лежат в X- и Y-хромосомах, при перекресте не обмениваются, цитологические исследования показали, что и между двумя типами половых хромосом может иметь место образование хиазм. Как указывалось раньше, необходима по меньшей мере одна хиазма для того, чтобы две хромосомы смогли образовать нормальный бивалент во время мейоза. Эту противоречивую ситуацию природа разрешила таким образом, что каждая половая хромосома строится из двух различных сегментов. Один из них совершенно одинаков у той и другой половой хромосомы (гомологичный сегмент), а другой различен у X- и Y-хромосом (дифференциальный сегмент). Благодаря этому на одном конце хромосом становится возможным образование хиазмы (хиазм) и нормальный обмен генами, тогда как гены, определяющие пол, находятся в другом сегменте.

Если это верно, то должно быть три типа наследования, сцепленного с полом. 1. Когда, например, ген, обуславливающий один качественный признак, лежит в дифференциальной части X-хромосомы, то в этом случае признак указывает на наследование, сцепленное с X. 2. Когда ген расположен в дифференциальной части хромосомы Y, то он должен обуславливать соответствующие признаки, проявляющиеся только у гетерогаметного пола. 3. Наконец, когда гены лежат в гомологичных частях X- и Y-хромосом, они ведут себя так же, как если бы они были сцеплены с аутосомами.

Подробный анализ всех случаев проявления этих возможностей завел бы нас слишком далеко; упомянем только, что обе последние альтернативы доказаны у некоторых лабораторных животных, в том числе и у рыб гуппи, но не у птиц и не у млекопитающих.

Первой альтернативой является обычное наследование, сцепленное с X-хромосомой, которое известно у домашней птицы уже в течение многих лет. Этот тип наследования может быть использован при разведении домашней птицы в хозяйственных целях, так как на его основе можно дифференцировать цыплят по полу непосредственно после их вылупления.

Определенные гены окраски расположены у кур в дифференциальных сегментах X-хромосомы. Если скрестить, например, черного петуха с курицей, несущей ген полосатой окраски, то в F_1 все петушки будут полосатыми, а курочки унаследуют черную окраску отца (наследование «крест-накрест») (рис. 24). Петушков можно отличить от курочек непосредственно после вылупления. Первые имеют светлое пятно на затылке, относительно светлое

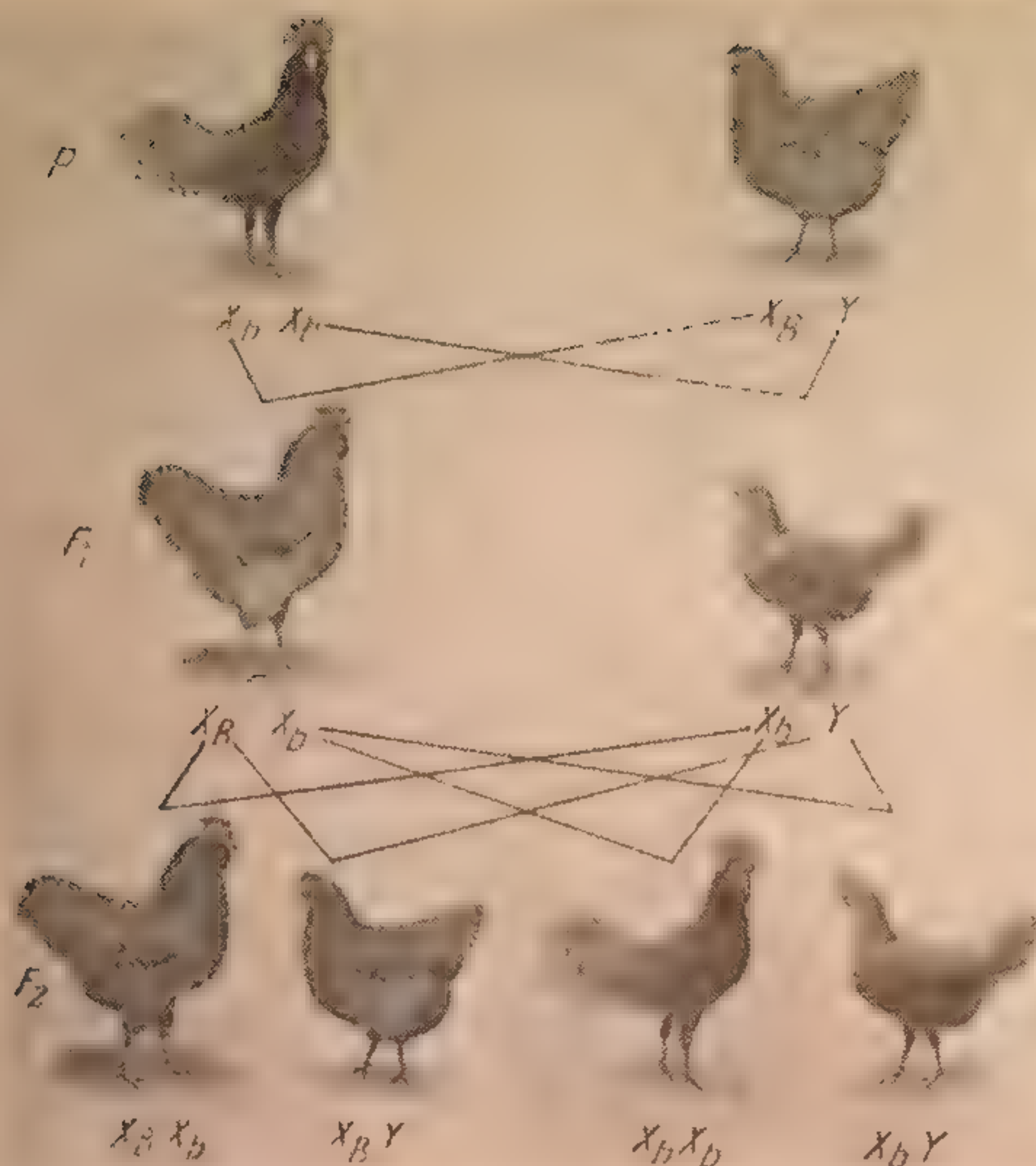


Рис. 21. Наследование, сцепленное с полом: схема скрещивания между черной миноркой (♂) и полосатым плимутром (♀). Петушки похожи на мать, а курочки — на отца.

брюшко и ноги. Для курочек характерна равномерная темная окраска пуха и темные ноги. При реципрокном скрещивании черных курочек с петухом, гомозиготным по рисунку полосатости, все потомки оказываются полосатыми. Отсюда очевидно, что рисунок полосатости доминирует над одноцветной черной окраской. Если в последнем случае продолжать скрещивание до F₂, все петушки и только половина курочек будут полосатыми, а другая половина курочек окажется черными. Это показывает, что у птиц самка является гетерогаметным полом.

У виандотов встречаются две различные формы полосатости — серебристая и золотистая. От спаривания золотисто-полосатого петушка с серебристо-полосатой курицей все курочки унаследуют золотисто-полосатую окраску отца. И при скрещивании светлой курицы породы суссекс или брама с коричневым или золотистым петухом получается тоже наследование «крест-накрест» с дифференцированной по полу окраской. Были выведены новые породы кур, цыплят которых сразу же после вылупления можно рассортировать по полу на основании окраски, например порода легбар, полученная в результате введения гена полосатой окраски (ген *Bar* — *B*) коричневым леггорнам. У легбаров все петушки заметно светлее, чем курочки, вследствие того что у них имеется два гена *B*, а у курочек только один (рис. 22). Скорость оперения также ведет себя как наследственный признак, сцепленный с полом. Медленная оперяемость более тяжелых пород доминирует над ранней оперяемостью легких пород.

Наследование, ограниченное полом, установлено у кошки и собаки; у более крупных домашних животных оно пока с точностью не доказано. При этом понятие «гемизиготный» употребляется для обозначения непарности генов у гетерогаметного пола.

В известных условиях доминирование может зависеть от пола. Так, например, комолость овец (и крупного рогатого скота) не полностью доминирует.

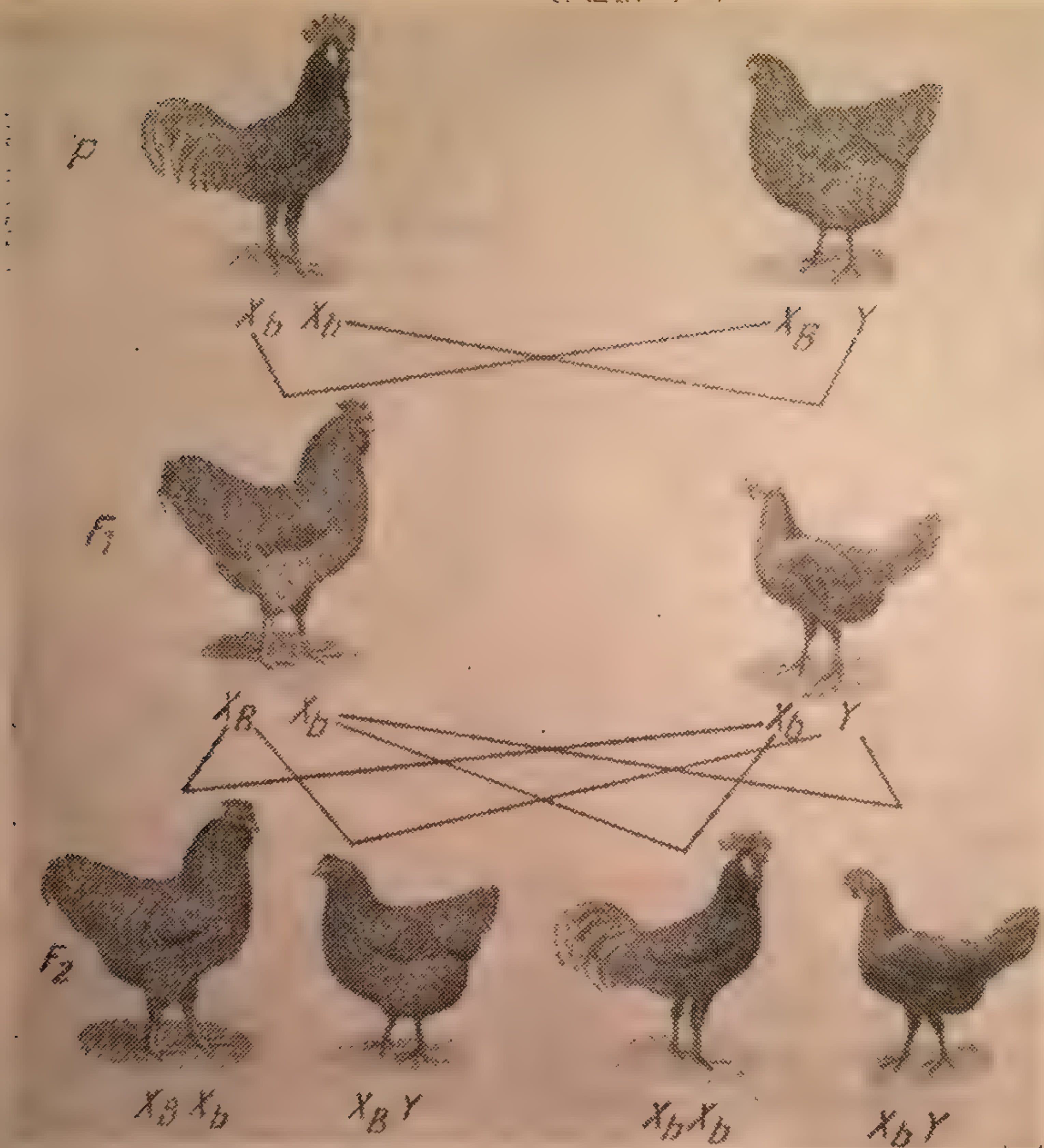


Рис. 21. Наследование, сцепленное с полом: схема скрещивания между черной миноркой (♂) и полосатым плимутром (♀). Петушки похожи на мать, а курочки — на отца.

брюшко и ноги. Для курочек характерна равномерная темная окраска туловища и темные ноги. При реципрокном скрещивании черных курочек с петухом гомозиготным по рисунку полосатости, все потомки оказываются полосатыми. Отсюда очевидно, что рисунок полосатости доминирует над одноцветной черной окраской. Если в последнем случае продолжать скрещивание до F_2 , все петушки и только половина курочек будут полосатыми, а другая половина курочек окажется черными. Это показывает, что у птиц самка является гетерогаметным полом.

У виандотов встречаются две различные формы полосатости — серебристая и черная.

нантна, так что у гетерозиготных самцов можно найти и зачатки рогов (scur's) и рога среднего размера. Если скрестить дорсетских овец (оба пола рога-тые) с суффолькскими (оба пола комолые), то в F_1 бараны будут рогатыми, но рога будут меньшего размера, чем у дорсетской породы, а матки — комолыми. Объяснить это можно было бы тем, что комолость у обоих полов доминирует, но у самцов доминирование неполное. В какой мере это явление связано с хромосомами мужского пола — неизвестно; причину следует, по-видимому, искать в различном равновесии гормонов у разных полов. Различия в интенсивности окраски, которые нередко можно наблюдать при скрещиваниях рас разной окраски, обусловлены, по-видимому, также гормональными различиями между полами.

Такую форму доминирования называют доминированием, обусловленным полом, под которым подразумевают нечто иное, нежели наследование, ограниченное полом. В последнем случае данный признак проявляется только у одного из полов, как это имеет место в отношении многих количественных признаков, например молочности и яйценоскости. В остальном выраженность признаков у самца и самки обычно неодинакова (например, величина тела и степень пигментации).



Рис. 22. Порода кур, у которой окраска сцеплена с полом (камбар): слева — петушок, справа — курочка

III. Мутации

В своей книге «Изменения животных и растений под влиянием одомашнивания» Дарвин [14] собрал большой материал о наследственно новых типах, так называемых сортах, которые внезапно появляются у домашних животных и культурных растений и которые как бы сразу создают новые расы. Как на пример образования рас в результате появления крайних типов Дарвин ссылается в особенности на голубей. Кроме того, он упоминает также о так называемой анконской овце, впервые появившейся в Массачусетсе в 1791 г. и давшей начало новой, анконской породе, впоследствии вымершей. Анконская овца имела нормально развитое тело, но необычно короткие ноги и по внешнему виду напоминала таксу. Как ее преимущество следует отметить тот факт, что она не могла перепрыгнуть даже через относительно низкую изгородь. Этот тип овец появился (рис. 23) позднее в Норвегии совершенно независимо от американской анконской овцы и был описан Вридтом (1925). Дарвин упоминает также об однопалых свиньях, которые уже во времена Аристотеля рождались от нормальных двупалых родителей, и отмечает, что это свойство оказалось «сильно наследуемым».

В начале XX в. один из новооткрывателей законов Менделя Гуго де Фриз [89] опубликовал свое сочинение «Мутационная теория», в которой утверждал, что изменения видов и рас внезапны и резки и что такие изменения встречаются в различные периоды с весьма различной частотой. Эта точка зрения резко отличается от дарвиновской. Дарвин придавал величайшее значение мелким наследственным изменениям, которые затем подхватываются отбором, в особенности у диких животных и растений. Де Фриз построил свою теорию мутаций прежде всего на основе изучения растения энотеры (*Oenothera Lamarckiana*), наблюдения над которым он проводил как



Рис. 23. Мутация коротконогости у анконских овец.
Слева — нормальный баран.

в естественных местообитаниях, так и на своей опытной делянке. У энотеры не часто, но систематически появлялись измененные формы, столь сильно отличавшиеся от материнского типа, что де Фриз полагал, что они дадут новые виды. Генетическая обусловленность изменений была очевидна, потому что новые типы оказывались константными при последующем размножении. Он назвал эти изменения *м у т а ц и я м и*, а новые типы *м у т а н т а м и*. То, что именно у энотеры появилось несколько новых типов, хотя у других видов растений эти явления почти не замечались, де Фриз объяснял тем, что энотера в то время находилась в периоде мутаций, тогда как у многих других растений наследственность была в этот момент значительно более стабильной.

Впоследствии, однако, оказалось, что появление крайних типов в пределах вида энотеры было обусловлено не определенными наследственными изменениями, а расщеплением или изменением числа хромосом. Одна из наиболее сильно отклоняющихся рас, названная из-за своей большой высоты *O. gigas*, обладала двойным числом хромосом (28 вместо 14). У другого типа было 15 хромосом. Прочие расщепления были вызваны относительно редкими перекрестами между различными хромосомными комплексами. Это положило начало изучению мутаций.

К л а с с и ф и к а ц и я м у т а ц и й

Под мутациями в широком смысле понимают всякое вновь возникающее наследственное изменение, которое не обусловлено расщеплением ранее существовавших генов. Обычно различают *г е н н ы е м у т а ц и и* и *х р о м о с о м н ы е а б е р р а ц и и*. Резкой границы между этими двумя группами мутаций провести нельзя — они переходят друг в друга. Особое значение в генетике домашних животных имеют генные мутации.

Г е н н ы е м у т а ц и и затрагивают определенный ген, то есть определенный *г е н н ы й л о к у с*. Ген может инактивироваться, что происходит, например, в том случае, когда ген *C*, обуславливающий способность к образованию пигмента у домашних животных, мутирует в *c*. Особи, имеющие ген *c* в двойной дозе (*cc*), являются *а л ь б и н о с а м и*. Но один и тот же ген может мутировать различными способами, так что образуется целая серия множественных аллелей. У кроликов известно, например, 5 аллелей, влияющих на интенсивность пигментации: *C* — полная окраска, *c^{chi}* — ослабленная, или шиншилла, *c^m* — кунья, или мардер, *c^h* — горностаевая и *c* — альбиносическая (глава IV). Эти аллели могут комбинироваться у особей попарно, так что число возможных комбинаций равно $0,5 n (n + 1)$,

где n — число аллелей в серии. Наибольшее число аллелей, известное у наших домашних животных, было обнаружено при изучении групп крови, где так называемый локус B несет около 160 аллелей. По-видимому, множественный аллелизм — явление гораздо более частое, чем считали раньше; благодаря ему повышаются шансы гетерозиготности в отношении данного локуса генов.

Если представить себе гены в виде очень больших молекул, то перемещения внутри одной такой молекулы (например, обмена или выпадение боковых цепей, изменяющие действие гена) соответствуют мутациям. Все мутации считали раньше мутациями потери генов, то есть предполагалось, что ген инактивируется или утрачивается навсегда. В связи с этим говорили о присутствии или отсутствии данного гена (так называемая теория присутствия — отсутствия). Однако эта теория не имеет универсального применения, несмотря на то, что отдельным фактам она дает правильное объяснение. Потери генов могут происходить за счет выпадения куска хромосомы, что, впрочем, для домашних животных не доказано. Изменения в определенном генном локусе — явление более обычное, чем потеря генов. Кроме того, было обнаружено, что явление мутации — процесс обратимый. Если A мутирует в a , то эта аллель может обратно мутировать в A . Нередко a мутирует в какую-то третью аллель. Это было бы невозможно, если бы a означало потерю всего генного локуса. Новый мутантный ген обычно рецессивен по отношению к своей прежней аллели, но из этого правила известно много исключений. Иногда встречаются и доминантные мутанты, о чем будет сказано подробнее дальше.

Существуют хромосомные aberrации двоякого рода. Это могут быть структурные изменения внутри хромосом и изменения в наборе хромосом.

Изменения в структуре хромосом являются следствием разрывов в каком-либо одном или нескольких участках хромосомы. В известных случаях они могут вновь соединиться и если ни один из генных локусов не был поврежден, то хромосома после соединения функционирует как прежде. В противном случае части хромосомы расходятся (фрагментация), в результате чего может произойти следующее.

1. Хромосома распадается на две части, одна из которых содержит центромер, а другая ацентрична. Первая часть может, как и раньше, принимать участие в митозе, вторая лишена этой возможности. Вполне вероятно, что ацентричная часть переходит в дочернюю клетку и там растворяется. Таким образом больший или меньший кусок хромосомы выпадает, в результате чего наступает так называемая нехватка (deficiency). Если разрывы произошли в нескольких местах хромосомы, внутренняя часть ее может выпасть, а концы соединятся. Происходит так называемая делеция. Следовательно, и нехватка, и делеция означают выпадение кусков хромосом с лежащими в них генами.

2. Противоположностью делеции является дупликация, возникающая в том случае, когда освободившийся сегмент хромосомы прикрепляется к другой гомологичной хромосоме. Тогда делеции в одной хромосоме из пары будет соответствовать дупликация в другой хромосоме. При слиянии двух гамет, в одной из которых имеется дупликация, а другая нормальная, гетерозигота получает тройной набор генов, содержащийся в прикрепившемся сегменте хромосомы.

3. Освободившийся участок хромосомы остается на прежнем месте, но поворачивается на 180° . Это явление называется инверсией. Потери генов при этом не происходит, но меняется их взаимное положение, что, в свою очередь, может изменить их действие. В этом случае говорят об эффекте положения.

4. В известных случаях могут меняться местами части негомологичных хромосом, происходит транслокация. Очевидно, к негомологичной хромосоме может прижиться только сегмент с двумя свежими поверх-

ностями разрыва. В общем хромосомы с транслокациями делятся неправильно и могут приводить к образованию колец, соединяющихся во время мейоза с нормальными хромосомами, по отношению к которым они теперь являются гомологичными только частично.

Структурные изменения хромосом изучались цитологически и генетически на дрозофиле и некоторых видах растений, в особенности на кукурузе. Полагали, что летальные дефекты во многих случаях зависят от потери кусков хромосом. Очень часто невозможно решить, имеем ли мы дело с собственно мутацией гена, или нехваткой, или делецией. Однако цитологическое исследование изменений хромосом у растений и дрозофилы дало объяснение многим генетическим наблюдениям, которые внешне отклонялись от законов Менделя. Иначе эти отклонения невозможно было бы объяснить. Это относится и к изменению числа хромосом. Хромосомные аберрации служат важным доказательством теории линейного расположения генов в хромосомах.

Изменение числа хромосом (гетероплоидия) изучалось главным образом на растениях и некоторых видах животных, в частности на дрозофиле, на рыбах и амфибиях. Как уже говорилось, половые клетки в нормальном состоянии гаплоидны, а соматические — диплоидны. У некоторых беспозвоночных гаплоидные организмы являются нормой. Так, у пчел самцы (трутни) гаплоидны, а самки (матка и рабочие пчелы) диплоидны. Удалось также вызвать развитие индюшиного яйца без оплодотворения. О л с е н и М а р с д е н (1956) при инкубации 5930 яиц, полученных от неспаривавшихся с самцами индеек, обнаружили у 22,2% яиц определенное партеногенетическое развитие. Однако зародыши были найдены лишь у 3,3% этих партеногенетических яиц, и только в одном случае произошло вылупление¹. Партеногенетический и, по-видимому, гаплоидный индюшонок погиб через 18 часов. Увеличение числа хромосом у особи или вида в целое число раз по сравнению с нормальным диплоидным числом называют полипloidией. Различают случаи утроения (триплоиды — $3n$), учетверения (тетраплоиды — $4n$) и т. д. хромосомного ряда.

Выше уже упоминалось о возникновении гигантской мутации у энотеры с 28 хромосомами, оказавшейся тетраплоидом (нормальный хромосомный набор энотеры — 14). Некоторые виды пшеницы имеют 14 хромосом, иные 28, а наша обычная культурная пшеница имеет 42 хромосомы. Все это целые числа, кратные 7, которое называют основным числом хромосом пшеницы. Таким образом, виды с 28 хромосомами рассматриваются как тетраплоиды, а с 42 хромосомами — как гексаплоиды. Они возникли, по-видимому, из примитивных диплоидных видов путем удвоения хромосом. Увеличенное число хромосом обычно сопровождается большим размером клеток и вместе с тем усиленным вегетативным развитием растения. Однако различные виды реагируют на удвоение числа хромосом по-разному. Часто полиплоиды оказываются слабее развитыми и менее жизнеспособными, чем исходный материал, в особенности если число хромосом уже было большим. Так, 84-хромосомная пшеница обладает слабой жизнеспособностью.

Увеличение или уменьшение основного нормального числа на одну или несколько хромосом называется анейплоидией. Она изучалась и на дрозофиле. Диплоидная самка дрозофилы может, например, иметь три X-хромосомы. Если особь содержит различное число хромосом в разных тканях тела, говорят, что она является мозаиком по хромосомному набору.

Можно считать установленным, что спонтанное появление полиплоидных типов сыграло и еще играет большую роль в эволюции растительного мира. Без сомнения подобное явление имело место и в животном мире. У низших позвоночных (рыб и амфибий) доказано появление спонтанной полиплоидии.

¹ По последним сообщениям О л с е н а, им получено несколько взрослых партеногенетических индюков (с восстановленной диплоидией), от которых отведено жизнеспособное потомство. — Прим. ред.

Так, диплоидное число хромосом у кролика равно 44. Однако некоторые цитологические наблюдения указывают, что основное число хромосом у кролика — 11. Если это верно, то можно предположить, что современный вид является тетраплоидом и возник в результате удвоения числа хромосом у 22-хромосомного вида. С а к с (1942) показал, что два вида хомяка — европейский и китайский — имеют по 22 хромосомы, тогда как третий вид — золотистый хомяк — имеет 44 хромосомы. Следует также упомянуть, что Б и т т и и Ф и ш б е р г доказали спонтанную полиплоидию у зародышей мыши в первой половине беременности, но не позднее (Б и т т и [4]). Эти наблюдения указывают на то, что полиплоидия имеет место и у млекопитающих. Однако этот вопрос еще мало изучен.

Ч а с т о т а м у т а ц и й. И н д у к ц и я м у т а ц и й

Как отмечалось ранее, между генными мутациями и структурными изменениями в хромосомах нельзя, как правило, провести резкую границу. Даже работая с таким благоприятным объектом, как дрозофила, подчас трудно решить, вызвано ли определенное изменение собственно генной мутацией или выпадением куска хромосомы (нехватка или делеция). Для выяснения этого вопроса необходимы тщательные цитологические исследования, которые на высших, а следовательно, и домашних животных провести невозможно.

Мутации могут возникать как в соматических клетках, так и при образовании половых клеток. В мире растений нередко также так называемые почковые мутации, в результате которых возникают мозаичные растения; некоторые части растений проявляют мутантный признак, другие — нет. В этих случаях одну мутантную часть растения, например ветку дерева, можно вегетативно размножить. У высших животных также могут происходить соматические мутации. Однако у домашних животных имеют значение только такие мутации, которые затрагивают «зародышевую плазму» и передаются дальше с половыми клетками.

При исследованиях растительного материала, как и при изучении дрозофилы, обнаружилось, что доминантные летальные гены очень часто обусловлены делецией. К о у л и Ш е к л ф о р д (1943) показали, что оба новых мутанта серебристо-черной лисицы (*Vulpes vulpes*), известные под названиями «платиновая» (W^P) и «беломордая» (W_1), являются аллелями и что ни гомозиготы $W^P W^P$ и $W_1 W_1$, ни гетерозиготы $W^P W_1$ нежизнеспособны. Авторы полагали, что мутации от серебристо-черной лисицы ($W W$) к «беломордой» и «платиновой» обусловлены прогрессивной делецией определенной хромосомы. Однако позже выяснилось, что эти мутации являются собственно генными мутациями (И о г а н с о н, 1948). На одной шведской ферме появилась платиновая лисица, у которой один участок тела на боку был окрашен так же, как у серебристо-черной лисицы (рис. 24). Очевидно, в соматической клетке на ранней стадии произошла обратная мутация от W^P (платиновая) к W (серебристо-черная). Участок, развившийся из мутировавшей клетки, стал серебристым. В редких случаях у красного скота можно видеть четко отграниченное черное пятно. По-видимому, оно возникло вследствие обратной мутации гена e в E (распространение черного пигмента).

Вероятно, нехватки и делеции встречаются и у домашних животных, хотя их до сих пор не удалось доказать. Возможно, что такая мутация вызывает настолько сильное понижение жизнеспособности, что зародыши элиминируются уже на ранних стадиях развития. Ниже мы рассмотрим частоту спонтанных генных мутаций, включая такие нехватки и делеции, которые неотличимы от генных мутаций.

У домашних животных известно большое число качественных признаков, о которых можно с уверенностью сказать, что они возникли путем спонтанных мутаций. Среди рогатых пород скота встречаются



Рис. 24. Шкурки лисиц трех различных типов окраски: 1 — серебристо-черная; 2 — беломордая; 3 и 4 — платиновая с соматической мутацией (вид со спины и с брюшка). У последней на правой половине тела резко отграничена зона с окраской, характерной для серебристо-черной лисы (по Иогансону, 1948).

подчас при чистом разведении комолые животные, которые передают свой тип потомкам. Так появилась возможность разводить комолый тип в пределах многих в норме рогатых пород, например айрширской, черно-пестрой равнинной, герфордской и др. В течение тех десятилетий, которые насчитывает пушное звероводство, появилось много мутантных типов окраски, из которых одни являются доминантными, а другие рецессивными по сравнению с дикой формой. У норки известно более 20 мутантных окрасок. Некоторые из них возникали повторно и, судя по всему, независимо в различных частях света. Отдельные мутирующие гены приводят к снижению жизнеспособности порок, например гены, обуславливающие новые типы окрасок алеутская (*aa*) и зеленоглазая пастель (*gg*), тогда как другие, например ген серебристо-голубой окраски (*pp*) или «крестовка» (*SS*), таким действием не обладают. Наследственно обусловленные летальные дефекты доказаны у всех видов домашних животных, а известные мутационные дефекты встречаются у большинства различных видов. Сюда относятся, например, бесшерстность, которая наблюдается почти у всех видов домашних животных (рис. 25). Мутации, ведущие к этим и другим дефектам, повторяются также у разных пород в пределах одного и того же вида. Бесшерстные летальные телята появились в Швеции как у животных черно-пестрой, так и красно-пестрой породы без скрещивания между этими породами. Мутации таксоности, полидактилии и другие экстерьерные особенности также встречаются у различных видов животных.

На растениях и лабораторных животных удалось ясно показать, что различные гены мутируют с неодинаковой частотой, то есть одни из них имеют высокую, а другие низкую частоту мутаций. То же, очевидно, относится и к домашним животным. Какова частота спонтанных мутаций для различных генных локусов у домашних животных, установить не удалось, но определена частота мутаций отдельных генов у человека. Нормальная аллель рецессивного гена *гемофилия* (болезнь крови) должна по расчетам мутировать примерно три раза на 100 000 гамет в каждом поколении, тогда как мутация *аниридия* (отсутствие радужной оболочки) возникает только один раз

на 100 000 гамет. У других генов возникает только одна мутация на 1 млн. гамет. По-видимому, и у домашних животных можно рассчитывать на такую же частоту мутаций. Если предположить, что геном крупного рогатого скота имеет 10 000 генных локусов, а частота мутаций составляет в среднем 0,000001, тогда число генов, которые могут мутировать в одном поколении, равно 20 000 (на одну особь) и у 2% гамет можно ожидать наличие нового мутантного гена.

Доминантный мутантный ген проявляется уже в первом поколении, то есть в зиготе, возникшей при слиянии двух гамет, одна из которых содержит нормальную, а другая — мутантную аллель. Напротив, рецессивный мутантный ген может оказаться скрытым в популяции в течение многих поколений. Лишь при скрещивании двух особей, несущих мутантный ген, могут выпеститься гомозиготы и может появиться мутантный признак. Эффективным методом, вызывающим выпестление рецессивных генов, редко встречающихся в популяции, является близкородственное разведение (инбридинг). Вероятность того, что две особи являются носителями одного и того же рецессивного гена, повышается с возрастающей близостью родства. Если проявляется новый рецессивный мутантный ген, можно быть уверенным, что он мутировал много поколений тому назад.

До сих пор мы говорили о видимых генных мутациях, проявляющихся внешне в определенных качественных признаках. Однако многие мутации оказываются столь незначительными по своему внешнему выражению, что они остаются незамеченными. Нет никаких оснований считать, что полигены имеют меньшую частоту мутирования, чем олигогены. В том, что естественный отбор смог вызвать столь значительные сдвиги в растительном и животном мире, как это следует из учения об эволюции, не последняя роль принадлежит суммированному действию многих мелких мутаций.

У растений и лабораторных животных можно вызвать колоссальное увеличение частоты мутаций путем различных внешних воздействий. Американский генетик Г. Д. Ж. Меллер сообщил на международном генетическом конгрессе в Берлине в 1927 г., что ему удалось под воздействием рентгеновских лучей вызвать различные мутации у дрозофилы. Кроме того, он разработал специальную методику, с помощью которой можно было точно учесть возникающие летальные мутации в X-хромосомах дрозофилы. Так было положено начало интенсивным исследованиям в этой области. Причиной мутаций (м у т а г е н а м и) являются отчасти различные виды облучений, отчасти определенные химические вещества. Воздействие крайними температурами также влияет на частоту мутаций: у дрозофилы появляется вдвое больше спонтанных мутаций, если температуру повысить на 10° по сравнению с нормальной.



Рис. 25. Два генетически различных типа бесшерстных телят. Слева — летальная бесшерстность; волосяной покров имеется на периферических частях и вокруг естественных отверстий тела. Справа — жизнеспособный бесшерстный теленок. При рождении у него была покрыта шерстью лишь нижняя часть хвоста, постепенно отдельные волосы выросли на теле (по Иоганссону, не публиковалось).

Наиболее эффективными оказываются ионизирующие излучения (рентген, радиоактивное облучение и т. д.). Положительно заряженные ионы, появляющиеся при высвобождении электронов из наружной оболочки атома, оказываются в высшей степени реактивными, поэтому такое облучение вызывает химические перестройки в генных локусах и переломы хромосом, сопровождающиеся их структурными изменениями. Интенсивность рентгеновского облучения измеряют единицами (r — рентген), которые служат выражением числа ионизаций на единицу объема воздуха при стандартных условиях. Оказалось, что частота летальных мутаций, вызванных действием рентгеновских лучей, прямо пропорциональна дозе облучения и не зависит от пространства количества облучения во времени. Считают, что средняя доза 0,1 рентгена в сутки в течение длительного времени повышает частоту мутаций примерно на 50% по сравнению с частотой спонтанных мутаций. Исходя из этого, лица, работающие в лабораториях или фабриках и подвергающиеся действию ионизирующей радиации, не должны получать дозу облучения выше 0,1 рентгена в сутки. Ультрафиолетовые лучи, хотя и не являются ионизирующими, также обладают мутагенным действием. Однако в противоположность рентгеновским они слабо проникают в ткани. С помощью ультрафиолетовых лучей удавалось вызывать мутации в основном у одноклеточных организмов, пыльцевых зерен и т. д.

Из химических мутагенов следует прежде всего назвать горчичный газ, однако некоторые органические перекиси, как, например, уретан и диазотетан, также обладают мутагенным действием. Оно проявляется, как правило, не так быстро и резко, как действие ионизирующего излучения; структурные изменения хромосом имеют относительно более низкую, а генные мутации относительно более высокую частоту.

Ткани с быстрым делением клеток, например яичники и прежде всего спермообразующий эпителий семенников, особенно чувствительны к ионизирующему облучению. Живое существо можно сделать стерильным путем облучения гонад. Более слабое облучение не приводит к стерильности, но вызывает генные мутации и структурные изменения хромосом такого типа, о которых говорилось выше. Следствием такого облучения является обычно доминантная летальность. У нас нет возможности направить определенный мутаген на определенные хромосомы или генные локусы. Но различные мутагенные вещества действуют на различные локусы неодинаково, и вследствие этого возникает возможность, во всяком случае для растениеводов, в известной мере управлять мутационным процессом. В общем и целом приходится, однако, довольствоваться вызыванием тех же мутантов, которые возникают при спонтанных мутациях. Этим достигается повышение частоты мутаций.

Изменение числа хромосом (гетероплоидию) также можно вызвать искусственно. Обычно речь идет о получении увеличенного (в целое число раз) гаплоидного набора (полиплоидия). Различают аутополиплоидию, обозначающую увеличение числа хромосом в пределах одного вида, и аллополиплоидию, когда хромосомы происходят от разных видов. Полиплоиды можно получить, либо предотвратив редукционное деление при образовании гамет, либо препятствуя расхождению дочерних клеток при обычном клеточном делении, например при первом делении оплодотворенного яйца. Это достигается обычно действием высоких температур или некоторых растительных ядов (колхицин). Жизнеспособность полиплоидных типов нередко бывает пониженной. Образование семян у таких растений обычно происходит слабо даже при хорошем вегетативном развитии. Однако путем селекции обычно удается улучшить полиплоидов в такой мере, что они могут конкурировать с диплоидным типом. В селекции некоторых растений получение полиплоидов уже дало хорошие результаты, и можно ожидать, что этот метод окажется довольно перспективным.

Возникает вопрос, можно ли путем полиплоидии улучшать и домашних животных? Несколько лет назад шведские ученые сообщили, что, осеменяв

крольчиху спермой, к которой был добавлен раствор колхицина определенной концентрации, они получили полиплоидных кроликов. Однако Венге (1954) в его обширных опытах этот результат воспроизвести не удалось. Ему не удалось также вызвать полиплоидию и путем обработки оплодотворенных яйцеклеток кролика *in vitro* с последующей трансплантацией на синхронных по состоянию полового цикла самок. Фишберги и Битти (1952) вызывали полиплоидию у эмбрионов мышей, как при обработке их колхицином, так и при применении теплового шока; однако получить полиплоидных жизнеспособных (доношенных) мышей не удалось ни разу. Из этих неудач отнюдь не следует делать вывода о невозможности экспериментального вызывания полиплоидии у млекопитающих. Просто никто еще до сих пор не сумел убедительно доказать возможность получения жизнеспособных полиплоидных животных.

Жизнеспособность мутантов

Как при генных мутациях, так и при хромосомных aberrациях новые мутанты обладают, как правило, меньшей жизнеспособностью, чем исходные типы. Следовательно, в большинстве случаев непосредственным результатом мутации является ухудшение. Это относится как к спонтанным, так и к искусственно вызванным мутациям. Степень «ухудшения» варьирует от полной летальности до незначительного и едва заметного ослабления жизнеспособности. Большинство мутантных генов рецессивны по отношению к исходным типам, однако встречаются и доминантные мутанты. Возможно, что доминантные летальные мутации встречаются значительно чаще, чем это удается непосредственно установить, потому что, когда такой мутантный ген оказывает свое действие уже на ранней эмбриональной стадии, последнее никогда не обнаруживается. Оно приводит к повышению смертности эмбрионов, но тем самым само себя уничтожает. Относительно обычным явлением оказывается доминантное действие мутантного гена на какой-либо определенный признак, например на масть или рисунок масти; в двойной дозе такой ген оказывается летальным. Об этом уже упоминалось на примерах генов, обуславливающих платиновость и «беломордость» у лисиц. Ген платиновой окраски обуславливает известное снижение жизнеспособности уже у гетерозигот, у гена «беломордости» это, напротив, не имеет места. У норки встречается мутантный тип, который называется «голубая изморозь» (блюфрост). Гетерозиготы обладают нормальной жизнеспособностью, но в двойной дозе ген «блюфрост» оказывается летальным. Другой мутантный тип — «стюарт» — по фенотипу очень сходен с «блюфрост», но в двойной дозе ген «стюарт» оказывает лишь сублетальное действие, то есть гомозиготы обладают пониженной жизнеспособностью, а самцы оказываются полностью стерильными.

Большое количество известных у домашних животных генов, обуславливающих летальные и физические дефекты, насколько можно судить, полностью рецессивно по отношению к нормальным аллелям.

При обсуждении вопроса о снижающем жизнеспособность действии мутантных генов надо иметь в виду следующее.

1. Мутантный ген, который в большей или меньшей мере снижает жизнеспособность животных в определенных условиях внешней среды, может оказать благотворное действие при перемещении их в иную среду. Сошлемся для примера на уже упоминавшихся курчавых кур. Свободный и «открытый» перьевой покров этих кур обуславливает значительно большую, чем при нормальном оперении, потерю тепла телом в условиях низких температур. Это снижает жизнеспособность курчавых кур. Однако при относительно высоких температурах воздуха характер оперения курчавых кур облегчает теплоотдачу и оказывается здесь преимуществом. Подобным образом отсутствие пигмента в коже у белых пород свиней в районах со слабым солнечным

освещением может оказаться преимуществом, так как благодаря этому они могли бы лучше использовать антирахитическое действие солнечных лучей. При сильном солнечном освещении они страдают от ожогов. Несомненно, что в свое время селекционеры открыли у домашних животных много мутантных генов, которые у диких животных или в условиях примитивного животноводства могли бы вызвать заметное снижение жизнеспособности, но при хорошем кормлении и уходе оказались благоприятными.

2. В определенной комбинации (в пределах известного генома) мутантный ген может оказывать неблагоприятное действие, однако в других комбинациях его действие может быть нейтральным или благоприятным. Путем естественного или искусственного отбора можно так изменить «генную среду», что взаимодействие между мутантным геном и остальными генами окажется благоприятным.

При мутациях возникают новые аллели, на которые может потом действовать отбор. Тот факт, что многие мутантные гены оказывают неблагоприятное действие при своем появлении, довольно естествен. В геномном наборе отдельных особей, видов и пород в течение длительного чередования поколений выработалось состояние равновесия, так что они оказываются приспособленными к данным внешним условиям. Изменение какого-либо жизненно важного гена или выпадение большего или меньшего блока генов (делеция и нехватка) приводит к нарушению этого равновесия, которое в тяжелых случаях угрожает нормальному течению жизненных процессов или делает их невозможными. Иногда, однако, мутантный тип может оказаться жизнеспособным в иных условиях среды или при другом сочетании генов. Эволюция в направлении новых рас и видов идет путем «попыток и ошибок». Процессом эволюции домашних животных в известной мере управляет человек.

IV. Структура и функция генов

Изучение наследственного вещества связано с весьма значительными трудностями. Одна из них заключается в том, что это вещество (а тем более отдельный ген) нельзя выделить в чистой культуре для химического анализа или в целях селекции. О свойствах генов можно судить только на основании их действия. Вторая трудность состоит в том, что действие определенного гена можно изучать только при сравнении между собой тех особей, которые, за исключением данного гена, обладают в точности одним и тем же генотипом. В связи с этим изучение генных мутаций очень важно для изучения действия генов и тесно связано с ним, так как лишь посредством генных мутаций можно идентифицировать особь, которая отличается от других по действию одного гена.

Уже в конце XIX в. стало ясно, что в клеточном ядре присутствуют два основных вещества — пуклеиновая кислота и белок. Новые обширные исследования показали, что хромосомы построены из дезоксирибонуклеиновой кислоты (ДНК), а также из белка, который связан с ДНК и образует нуклеопротенны. Тот факт, что наследственное вещество, по-видимому, связано с ДНК, вытекает из зависимости между степенью плоидии и количеством ДНК. При сравнении содержания ДНК в сперматиде (n хромосом), обычных соматических клетках ($2n$ хромосом), некоторых клетках печени и поджелудочной железы, а также в лимфоцитах ($4n$ хромосом), получено соотношение 1 : 2 : 4. Другие исследования на одноклеточных организмах также показали, что ДНК является важной составной частью наследственного материала.

Ученые нашли, что, основываясь на данных химических, рентгеновских и других исследований, можно построить модель тонкой структуры ДНК (Уотсон и Крик, 1953). Молекула ДНК, как полагают, имеет вид очень длинных парных закрученных вправо спиралей, причем каждая спираль построена из двух цепочек полинуклеотидов. В состав этих нуклеотидов

входят рибоза и некоторые основания. Цепочки нуклеотидов, обвиваясь вокруг общей оси, образуют целые спирали, в то время как основания направлены внутрь и лежат на главной оси спирали под прямым углом к ней. Обе цепочки связаны между собой водородными мостиками. Число нуклеотидов очень велико: так, в состав ДНК некоторых видов вирусов входит примерно 200 000 нуклеотидов. Кроме ДНК, в живых клетках обнаружена еще рибонуклеиновая кислота (РНК), которая является, по-видимому, важным фактором в синтезе белка.

Из сказанного выше следует, что функциональными единицами наследственности являются сегменты ДНК, действующие через РНК на специфические белки. Благодаря определенному соотношению между числом нуклеотидов и аминокислот в соответствующем белке один ген может состоять из нескольких сотен и тысяч или более сочетаний специфических нуклеотидных оснований.

Если структура гена в менделевском смысле во многом еще гипотетична, то в отношении гена как физиологической единицы в отдельных областях достигнуты определенные успехи, хотя и здесь еще не удалось разработать общепринятую теорию. Причины этого тесно связаны с трудностями и проблемами, с которыми встречаются, например, в эмбриологии, как только выходят за рамки чисто описательной науки.

Одна из величайших трудностей, которые приходится преодолевать, заключается в том, что ген и окончательный фенотип отделены, по-видимому, друг от друга целым рядом химических превращений, поэтому никогда нельзя быть уверенным в том, насколько близко связаны между собой специальный ген и изучаемый нами процесс. Кроме того, приходится считаться с тем, что гены взаимодействуют друг с другом последовательно, то есть что различные гены влияют на развитие организма неодновременно. Проблема, таким образом, заключается не только в том, на какую часть организма влияет специальный ген, но также и в том, когда проявляется это влияние во времени и почему ген обладает специфичным действием на ткань. От чистой морфологии онтогенеза мы переходим здесь в область биохимии клетки, где сейчас же возникает вопрос о гене или ферменте.

Вполне понятно, что у высших животных еще не удалось выделить цепь химических превращений, ведущих от оплодотворенного яйца к образованию весьма сложного организма. Для низших животных в отдельных случаях удалось доказать химические серии, благодаря чему обнаружилось, что влияние генов на тот или другой признак не всегда бывает непосредственным, они могут влиять на него и косвенно путем регуляции определенных ступеней обмена веществ. В качестве примера можно привести два гена, которые обуславливают изменение окраски глаз у дрозофилы (*cinnabar* и *vermilion*). В результате обширных исследований, начатых по схемам формальной генетики, захвативших затем экспериментальную эмбриологию и закончившихся областью биохимии, выяснилось, что функция этих генов заключается в контроле определенных ступеней обмена триптофана.

За последние годы в целях дальнейшего изучения химического действия генов развилась специальная отрасль генетики, получившая название биохимической генетики. Эта отрасль занимается главным образом генетикой микроорганизмов, где вместо обычных в генетике исследований морфологических признаков пытаются выяснить наследование биохимических процессов. Эти явления изучали на грибке *Neurospora* из аскомицетов. Путем скрещиваний и анализа потомства удалось доказать, что определенный ген контролирует образование определенного фермента. Оказалось, что каждой ступенью биохимического обмена веществ этих организмов управляет один единственный ген. Этими наблюдениями подтверждается гипотеза о гене-ферменте (антигене или гормоне). Однако механизм этого контроля нам еще неизвестен, и до тех пор, пока не будет найдено объяснение механизму синтеза ферментов, гормонов или антигенов в клетке, мы не сможем пролить свет на эту первичную проблему гена.

Другой важнейший вопрос, который до сих пор еще не изучен, касается специфического действия гена. Здесь мы непосредственно подходим к роли нуклеиновых кислот в генетических процессах. Доказано, что существует корреляция между клеточной дифференцировкой и равновесием между ДНК (главным образом в хромосомах) и РНК (главным образом в цитоплазме). Оказалось также, что ДНК является специфичной для особи, тогда как РНК специфична для тканей. Иными словами, это означает, что все органы одного и того же индивидуума имеют одинаковый состав ДНК; все клетки имеют один и тот же геном. Но различные особи имеют разные нуклеиновые кислоты в ядрах — речь идет о различных генотипах. Напротив, различные органы одной и той же особи содержат в цитоплазме совершенно различные нуклеиновые кислоты. Важные работы в области физиологической генетики описаны в различных руководствах, в том числе Браше [7], Гольдшмидта [28] и Уоддингтона [90].

Так как развитие органа обусловлено генами, каждый из которых контролирует определенную ступень, то можно уже говорить об одновременном действии многих генов, в результате чего действие различных генов уравнивается. Эти гены обладают очень большой стабильностью и переносятся как неделимые части не только от одного поколения клеток к другому, но и от особи к особи через большое число поколений. Если в соответствии с этим принять, что действие генов начинает проявляться уже с момента возникновения особи, а генетическая детерминация очень сильна, мы имеем много примеров в доказательство того, что физико-химическое влияние эмбриона может привести к образованию ненаследственных изменений. Во многих случаях невозможно различить, какие изменения фенотипа возникли вследствие мутации, а какие — под влиянием внешней среды. В этом случае говорят о фенотипии в том смысле, что под воздействием среды копируются те признаки, что в норме бывают обусловлены генами. Многие фенотипии в противоположность мутациям можно вызвать действием специфических веществ, например ферментных ядов. Характер фенотипии зависит от природы химического субстрата. Изменения температуры также могут вызвать фенотипии. Любопытно, что индукция фенотипии часто бывает специфичной и что особи реагируют на это влияние только в определенный период. На основе фенотипического сходства между фенотипией и мутантом был сделан вывод, что причину этого действия следует искать в изменении ритма и темпа онтогенетического развития.

Известны многие интересные фенотипии. Ландауэру (1948) удалось вызвать бесхвостость кур путем инъекции инсулина. Тот же фенотип может быть вызван спонтанной мутацией. Нахтсгейм (1950) вызвал у кролика фенотипию наследственного заболевания крови (аномалию Нельгера) путем применения больших доз колхицина (2 мг на 1 кг живого веса).

При определенных условиях модифицирующее влияние можно наблюдать в течение многих поколений. Такое остаточное, или длительное, действие называется длительной модификацией. В какой мере это явление присуще более крупным домашним животным — известно очень мало. При межпородном скрещивании разных по величине животных, например кроликов, специфическое влияние размеров матери можно проследить до второго поколения. Здесь, по-видимому, имела место ложная длительная модификация. Под длительной модификацией понимают действие, которое осуществляется путем модифицирующего влияния через цитоплазму. Такая модификация отличается от фенотипии тем, что наследуется внешне в течение одного или двух поколений, после чего исчезает, тогда как фенотипия не повторяется в последующем поколении, если не будет индуцирована вновь. Причиной длительных модификаций у растений и животных считают наличие так называемых плазматенов, то есть частиц цитоплазмы, которые обладают генным действием. Поскольку они переносятся плазмой, постольку всегда передаются материнским организмом.

Раньше при описании явления доминирования придерживались той точки зрения, что одинарная доза доминантной аллели дает тот же эффект, что и двойная. Как уже отмечалось, доминирование не всегда бывает полным, а неполное доминирование встречается значительно чаще, чем это полагали прежде. И в отношении количественных признаков необходимо знание степени доминирования и взаимодействия между различными парами генов. Методы оценки доминантности и взаимодействия генов обсуждаются в главе III данного руководства, здесь же мы ограничимся описанием аддитивного действия генов, доминирования и эпистаза.

Аддитивное действие генов. Теоретическое обоснование этого явления восходит к упоминавшимся ранее опытам Нильсона-Эле на пшенице. Он показал, что три различные пары генов, каждая из которых определяет качественные различия в окраске зерна, могли комбинироваться по-разному и что интенсивность окраски зависела от числа имевшихся генов окраски (плюс-генов); их действие суммировалось. Нильсон-Эле назвал такие гены полимерами. Если семя имеет два плюс-гена, то окраска его, независимо от того, принадлежат ли гены к одной (гомозигота) или разным (гетерозигота) парам генов, будет несколько темнее, чем в том случае, когда присутствует только один ген. Наибольшая интенсивность окраски будет у того типа, который обладает всеми шестью плюс-генами. По интенсивности окраски при участии в определении этого признака одной пары генов в F_2 получают три различных класса в соотношении 1 : 2 : 1, при участии двух пар генов — 1 : 4 : 6 : 4 : 1, а при действии всех трех пар генов получают семь классов в соотношении 1 : 6 : 15 : 20 : 15 : 6 : 1. Отсюда видно, что данный признак можно рассматривать либо как качественный признак красной или белой окраски, либо как количественный признак, при котором с возрастанием числа генов изменчивость приближается к нормальной кривой распределения. Переход от полимерных генов к полигенам не резок. Мы не можем привести в качестве примера ни одного признака, который был бы обусловлен исключительно аддитивным действием генов, хотя есть случаи неполного аддитивного действия. Речь идет о «голландском типе окраски» у кроликов, который определяется четырьмя парами генов (см. стр. 34). Предполагалось, что длина ушей зависит от трех пар полимерных генов, но более новые, еще не законченные исследования показывают, что этот признак проявляется как чисто количественный с типичной непрерывной изменчивостью.

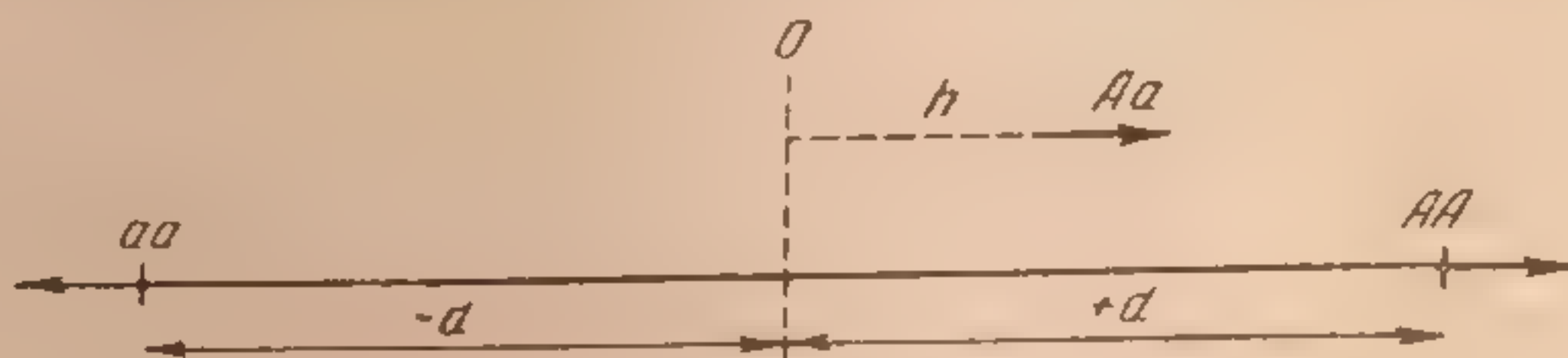
Если определенный признак детерминирован многими генами, то какая-то, как правило, большая часть действия генов всегда суммируется. В общем аддитивное действие генов можно определить как их среднее действие во всех комбинациях, в которых они участвуют в пределах популяции. Если не имело места доминирование или эпистаз (или то и другое), то общая генетическая изменчивость в популяции определяется аддитивной наследственностью.

Доминирование. Нередко потомство двух различных по фенотипу родителей оказывается ближе к одному из них, не обладая, однако, полным сходством с ним. Это объясняется неполным доминированием и означает, что замена рецессивного гена доминантным у двойного рецессивного и у гетерозиготного типа проявляется неодинаково. Если бы действие это было одинаковым, то речь шла бы исключительно об аддитивной наследственности, а если бы один доминирующий ген имел то же действие, что два, доминирование было бы полным.

У признаков, наследуемых по полигенной системе, нередко обнаруживается отклонение от чисто аддитивной схемы. Статистические методы позволяют вычислить эффект доминирования. При известных обстоятельствах гетерозигота оказывается даже «лучше», чем обе гомозиготы. В этом случае говорят о сверхдоминировании. Очень трудно непосредственно доказать

значение сверхдоминирования для домашних животных. Вырождение, наблюдающееся, как правило, в результате близкородственного разведения в течение многих следующих друг за другом поколений, указывает на известную роль сверхдоминирования. В качестве примера можно привести широкое распространение гена карликовости у герефордской породы. Причина здесь заключается, очевидно, в том, что гетерозиготы обладали определенными преимуществами по сравнению с нормальными животными, поэтому им отдавалось предпочтение при отборе.

Схематически явление доминирования можно представить следующим образом:



Расстояние между AA и aa принято здесь за $2d$. Для того чтобы можно было провести генный анализ, d должно иметь определенную величину, то есть AA должно ясно отличаться от aa. Степень доминирования обозначена здесь буквой h . При промежуточном наследовании $h = 0$. При полном доминировании $h = d$, а при неполном доминировании $h < d$. Сверхдоминирование имеет место при $h > d$. Доминирование может быть положительным и отрицательным. В приведенной схеме для простоты изображено только доминирование в положительном направлении. Это понятие относится к взаимодействию между генами, являющимися аллелями по отношению друг к другу и, следовательно, находящимися в одном локусе гомологичных хромосом.

Эпистаз. Эпистазом называют взаимодействие неаллельных генов, при котором проявление одного определенного гена зависит от присутствия или отсутствия одного или нескольких генов. Примеры эпистатического действия генов, определяющих качественные признаки, мы уже приводили. В общем эпистаз можно определить как нелинейную зависимость между генами различных локусов. Это же относится и к количественным признакам. Какую роль играет явление эпистаза в определении продуктивных качеств домашних животных, сказать трудно, так как здесь взаимодействуют многие факторы, в том числе и количество генов. Но так как количество полигенов неизвестно, приходится применять статистические методы для оценки действия эпистаза. В известной мере это тоже относится и к явлению доминирования (см. главу III).

Взаимодействие генов и внешней среды

Аналогично взаимодействию между аллелями и между различными локусами существует взаимодействие и между определенными генами и внешней средой или между общим генотипом особи и средой, проявляющееся в том, что один и тот же генотип по-разному реагирует на разные условия среды. Фенотип всегда является продуктом взаимодействия наследственной основы и среды. Относительное значение каждого из этих компонентов нужно изучать для каждого признака отдельно. Признак рогатости крупного рогатого скота и овец зависит только от генотипа, чего нельзя сказать, например, в отношении интенсивности роста. Классическим примером того, что проявление качественных признаков зависит также от внешней среды, может служить опыт с выбриванием волос на различных участках тела горностаевого кролика. Тип окраски этого кролика — совершенно белое туловище с темно-коричневыми или черными конечностями, носом и кончиком хвоста — обусловлен геном c^h (рис. 26). Если у него выбрить шерсть на спине, а затем

поместить его в холодное помещение, на выбритых местах вырастут черные волосы. В условиях нормальной температуры новые волосы будут иметь обычную белую окраску. Крольчата, родившиеся зимой, имеют сероватую окраску, а те, которые родились весной или летом, — белую. В этом случае генотип животного определяется как геном c^h , так и температурой. Однако общим правилом является устойчивость качественных признаков к влиянию среды, тогда как количественные признаки в значительной мере поддаются модификации. Количественное выражение величины тела в сильной степени зависит от питания. Изучить один и тот же генотип при различных условиях среды можно на однояйцевых близнецах; такие же опыты возможны на полностью инбридированных линиях, но их еще не существует у более крупных домашних животных. Результаты опытов с близнецами показывают, что взаимодействие наследственности и среды не играет особо большой роли в выражении таких количественных признаков, как прирост и молочность; это, однако, не значит, что такое взаимодействие не имеет никакого значения для других условий и признаков (Ханссон и др., 1953).

Насколько сильными могут быть влияния на количественные признаки, можно показать на примере такого признака, как вес при рождении. Уолтон и Хэммонд (1938) провели реципрокные спаривания между шайрской породой лошадей и шотландским пони. Если мать принадлежала к шайрской породе, вес помесей при рождении был примерно промежуточным между обеими породами; при скрещивании же шотландских пони с производителем шайрской породы вес этот был почти таким же, как у обычных шотландских пони, то есть снижался на 35% по сравнению с весом помесей от реципрокного скрещивания (см. том I, глава IV)¹. У многоплодных животных наблюдается модификация веса при рождении, которая обусловлена числом детенышей в помете. Путем трансплантации оплодотворенных яйцеклеток крупной породы кроликов (бельгийский великан) мелкой расе (горностаевый кролик) удалось изменить вес при рождении на 30—40%, а в отдельных случаях и выше (Венге, 1953).

У коров можно также легко изменить величину удоя или продукцию жира. При переходе от двух- или трехразовой дойки к четырехразовой и обогащении рациона хорошими концентрированными кормами можно вызвать у коров повышение продукции жира на 60—70% по сравнению с обычными условиями содержания, как это было показано в датских опытах. Рост домашних животных можно, например, стимулировать с помощью антибиотиков и других средств.

В заключение можно сказать, что на количественные признаки, как правило, в очень сильной степени влияют условия окружающей среды. Однако, если животным предоставить оптимальные условия среды, они все же



Рис. 26. Влияние температуры на пигментацию гималайского кролика (см. текст) (по Пикарду и Крю [66]).

¹ Здесь приведены не совсем точные данные. В подлинных работах проф. Хэммонда говорится, что помесные жеребята от маток породы шайр были при рождении втрое крупнее жеребят, полученных от реципрокного скрещивания. К четырехлетнему возрасту первые были тяжелее вторых в 1,5 раза. — Прим. ред.

не могут преодолеть некую границу — «потолок», что говорит о наличии определенного физиологического предела, о котором нам почти ничего неизвестно.

V. Внехромосомное наследование

Опыты по скрещиванию различных видов и пород лабораторных и домашних животных показали, что различия между продуктами реципрокного скрещивания — не такое уж редкое явление. Эти различия касаются определенных количественных признаков, в особенности размеров животных. Соответствующие наблюдения в отношении качественных признаков проводились на растениях и низших животных. Установлено, что по размерам

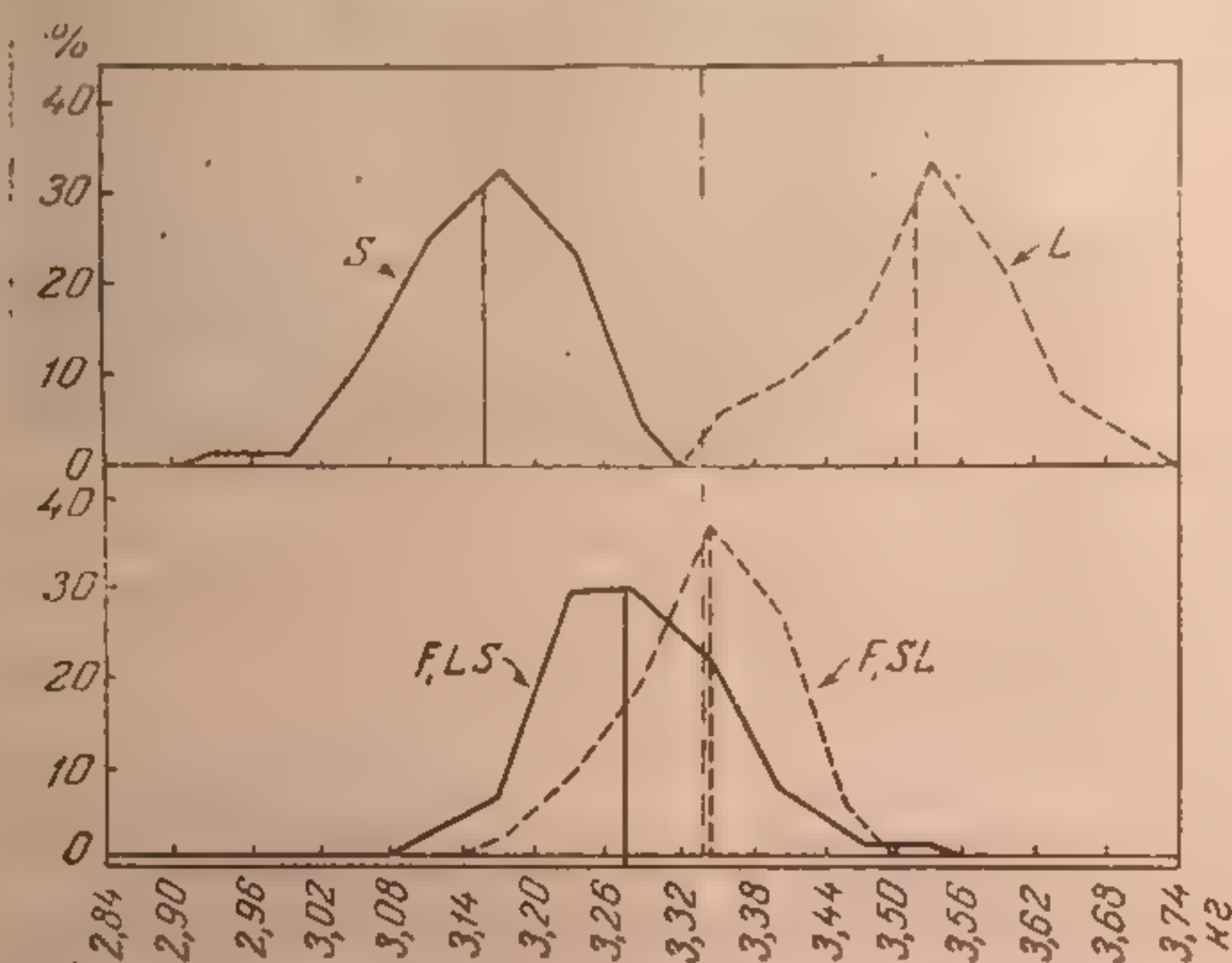


Рис. 27. Распределение животных по живому весу в возрасте около 179 дней (полулогарифмическая шкала) при реципрокном скрещивании между крупной (L) и мелкой (S) породами кроликов. F_1LS — мать мелкой породы, F_1SL — мать крупной породы (по Иоганссону и Венге, 1953).

Наиболее ярко выраженные различия между продуктами реципрокных скрещиваний у млекопитающих наблюдаются при некоторых межвидовых скрещиваниях, например при спаривании осла и лошади. В этом случае они действительно могут быть обусловлены разной цитоплазмой, а не эффектом генов, расположенных в половых хромосомах. Если бы последнее предположение было верным, то различия наблюдались бы только у самцов, а это, по-видимому, не имеет места.

Наиболее вероятно, что взаимодействие между ядром и цитоплазмой осуществляется различными путями. Нельзя полностью исключать и влияние материнской среды. Вопрос о материнском влиянии можно решить экспериментально путем пересадки оплодотворенных яйцеклеток от продуктов реципрокного скрещивания самкам, принадлежащим к тому же виду, что и отец, и таким образом определить, получатся ли после трансплантации такие же результаты, как и при развитии яйцеклетки в матке матери, или же они будут другими. На крупных домашних животных такие опыты до сих пор не проводились. Их ставили на кроликах крупной и мелкой пород.

В одном из опытов кроликов крупной породы (вес 4,3 кг) скрещивали с мелкими (вес 1,7 кг). Если самец принадлежал к крупной породе, а самка — к мелкой, средний вес в F_1 был 2,3 кг, а при скрещивании в обратном порядке первое поколение имело вес в среднем 2,8 кг. На рисунке 27 показано распределение по весу (на полулогарифмической шкале) как чистопородных, так и помесных кроликов в возрасте 6 месяцев. Сравнение помесей от реци-

полученных помесей можно безошибочно определить, в каком направлении проводилось скрещивание, то есть скрещивали ли крупного самца с мелкой самкой или наоборот. Об этом мы уже говорили в предыдущем разделе. Из практики известно, что при скрещивании мелких пород крупного рогатого скота (например, джерсейской) с более тяжелыми различия в весе телят при рождении часто зависят от породы матери. Возникает вопрос, обусловлены ли эти различия цитоплазматическим влиянием, которое проявляется в том, что потомки в F_1 наиболее сходны с матерью, или же его следует считать полностью обусловленным влиянием среды.

прокного скрещивания, которые развивались нормально, с теми, которые развились после трансплантации оплодотворенной яйцеклетки в матке самки, принадлежащей к той же породе, что и отец, позволяет определить величину возможного влияния цитоплазмы. Как показало такое сравнение, влияния цитоплазмы на вес при рождении не обнаружено.

Наблюдаемое изменение веса можно, следовательно, отнести за счет ненаследственного влияния матери. Дальнейшее доказательство сильного влияния матери отчасти на развитие плода, отчасти на привес в период подсоса (и позднее) получено в опыте В е н г е (1953). Он сравнивал нормально развивавшуюся крупную породу с трансплантированной (развившейся в мелкой породе) и наоборот. В одном случае новорожденных крольчат, развившихся в организме самки другой породы, подсадили к их матери, так что в чужой породе проходило только развитие плода. Результаты приведены в таблице 1.

Таблица 1'

Вес крольчат, развившихся в маточной среде чужой породы, по сравнению с весом нормально развивавшихся крольчат (величина помета одинакова)

| Возраст, дни | Крупная порода, г | | | Мелкая порода, г | | |
|--------------|-------------------|------------------------------------|-------------------------------|------------------|-------------------------------------|-------------------------------|
| | норма | при трансплантации в мелкую породу | после пересадки новорожденных | норма | при трансплантации в крупную породу | после пересадки новорожденных |
| 0 | 70 | 51 | 60 | 41 | 65 | 55 |
| 7 | 180 | 113 | 145 | 97 | 173 | 110 |
| 14 | 306 | 160 | 248 | 164 | 287 | 160 |
| 21 | 390 | 244 | 396 | 220 | 398 | 206 |
| 28 | 613 | 372 | 561 | 299 | 495 | 329 |
| 42 | 1152 | 721 | 1100 | 517 | 793 | 585 |
| 56 | 1573 | 1232 | 1402 | 694 | 949 | 709 |

Из таблицы видно, что рост крольчат крупной породы тормозится, если они подсажены под самку мелкой породы, и, наоборот, стимулируется у крольчат мелкой породы, подсаженных под самку крупной породы. Однако при пересадке трансплантированных потомков к матери своей породы они очень скоро восстанавливают вес, свойственный этой породе.

Интересный пример материнского влияния наблюдался в опыте с белыми леггорнами (М о у л т р и и др., 1953). В опыте определялась смертность продуктов от реципрокного скрещивания в периоды от 1-го до 155-го и от 156-го до 520-го дня их жизни. Результаты приведены в таблице 2.

Таблица 2

Относительная смертность при межлинейных реципрокных скрещиваниях кур породы белый леггорн (сравнение отдельных линий)

| Период, дни | Линия | | Тип скрещивания | |
|-------------|-------|------|-------------------|-------------------|
| | A | D | самцы A × самки D | самцы D × самки A |
| 1-155-й | 24,9 | 23,7 | 39,4 | 16,9 |
| 156-520-й | 14,0 | 31,1 | 29,8 | 17,8 |

В течение первого периода различий между двумя линиями не наблюдается. Они появляются во втором периоде (период яйцекладки). Это различие состоит только в том, что в линии D от лейкоза погибло в 5 раз больше кур, чем в линии A. И в первом и во втором периодах разница в общей смертности между продуктами двух типов межлинейного скрещивания была

заметной, но здесь нельзя было доказать статистически достоверной разницы для отдельных причин смерти, несмотря на то, что среди потомства, полученного от скрещивания самцов *A* с самками *D*, смертность от известных причин была выше.

Хотя цитоплазматическое наследование у домашних животных не доказано с достоверностью, а различия в реципрокных скрещиваниях можно объяснить влиянием окружающей среды, возможность такого типа наследования полностью исключать нельзя. У низших организмов известны многие случаи наследования признаков, которые определяются частицами плазмы, так называемыми плазмагенами. Зоннеборн (1950) вообще приписывает плазматическому наследованию большое значение в биологии. В какой мере это справедливо по отношению к домашним животным, покажет будущее.

ЛИТЕРАТУРА

- Bullough W. S., Mitotic activity in the adult female mouse, *Mus Musculus* L. A study of its relation to the oestrous cycle in normal and abnormal conditions., *Phil. Transact. Roy. Soc., London*, 231 B., 453—517, 1946.
- Cole J. L., Shackelford R. U., White spotting in the fox, *Amer. Naturalist*, 77, 289—321, 1943.
- Finne I., Tuff P., En ny hønserace med kjønsvise kyllingfarge, legbar., Statens Småbrukslaerarskules årsmelding for 1943, 1—16, Oslo, 1943.
- Goldschmidt R., Lymantria, *Bibliographica Genetica*, 11, 1—186, 1934.
- Hansson A., Brännäng E., Claesson O., Studies on monozygous cattle twins. XIII. Body development in relation to heredity and intensity of rearing, *Acta Agric. Scandinavica*, 3, 61—95, 1953.
- Johansson I., Further studies on the platinum and white face mutants in foxes, *Festskrift til prof. Per Tuff 70 år*, 171—186, Oslo, 1948.
- Knudsen O., Bryne N., The spermiocytogenesis of the bull (в печати), 1957.
- Landauer W., Hereditary abnormalities and their chemically induced phenocopies, *Growth*, 12, 171—199, 1948 (suppl.).
- Moultrie F., King D. F., Cottier S. J., Influence of heterosis and maternal effects on viability in an inter-strain cross of White Leghorns, *Poultry Sci.*, 32, 935—941, 1953.
- Nachtsheim H., Vergleichende Erbpathologie der Blutkrankheiten am Beispiel der Pelger-Anomalie betrachtet, *Arch. Jul. Klaus-Stiftung*, 25, 566—585, 1950.
- Newcomer E. H., The mitotic chromosomes of the domestic fowl, *J. Hered.*, 48, 227—234, 1957.
- Nilsson-Ehle H., Kreuzungsuntersuchungen an Hafer und Weizen. Lund., 1909.
- Olsen M. W., Marsden S. J., Parthenogenesis in eggs of Beltsville Small White Turkeys, *Poultry Sci.*, 35, 674—682, 1956.
- Sachs L., Polyploid evolution and mammalian chromosomes, *Heredity*, 6, 357—364, 1952.
- Sachs L., Chromosome numbers and experimental polyploidy in the pig, *J. Hered.*, 45, 21—24, 1954.
- Sonneborn T. M., The cytoplasm in heredity, *Heredity*, 4, 11—36, 1950.
- Venge O., Studies on the maternal influence on the growth in rabbits, *Acta Agric. Scandinavica*, 3, 243—291, 1953.
- Venge O., Experiments on polyploidy in the rabbit, *Ann. Royal Agric. Coll. Sweden*, 21, 417—444, 1954.
- Walton A., Hammond J., The maternal effects on growth and conformation in Shire horse—Shetland pony crosses, *Proc. Roy. Soc. London*, 125B, 311—335, 1938.
- Watson J. D., Crick F. H. C., The structure of DNA. Cold Spring Harbor Symp., *Quantitative Biol.*, 18, 121—131, 1953.
- Whiting P. W., Four-point linkage as a genetics class exercise, *J. Heredity*, 41, 1950.
- Wriedt Chr., Das Anconschaf, *Z. indukt. Abstamm. u. Vererbungslehre*, 39, 281—286, 1925.

ГЛАВА ТРЕТЬЯ

Популяционная генетика и наследование количественных признаков

Д-р А. Робертсон

Институт генетики животных, Эдинбург

I. Популяционная генетика

В предшествующей главе мы рассматривали вопрос о механизме наследования, то есть о том, каким способом гены передаются от поколения к поколению. Здесь говорилось лишь о поведении самих генов — организмы рассматривались лишь как носители свойств этих генов. В данной главе мы будем говорить не только об особях, но и о целых группах особей, применительно к которым мы пользуемся понятием «п о п у л я ц и я».

Под популяцией подразумевается генетически разнородная, большая совокупность особей, которые в среднем больше похожи друг на друга, чем на особей других близких им групп. Так, любая порода домашних животных может считаться популяцией. Цель животновода — улучшать популяции домашних животных.

Каким образом можно использовать наши знания о поведении генов, чтобы предсказать изменения генетического состава популяции? Для этого введем еще одно новое понятие — «ч а с т о т а г е н о в». Объяснить его легче всего на примере наследования чалой окраски у крупного рогатого скота, где гетерозиготные особи внешне отличаются от гомозиготных. Рендель (1952) обнаружил, что в одной выборке телят молочной шортгорнской породы Великобритании 1234 оказались красными (ww), 1215 — чалыми (Ww) и 232 — белыми (WW). Таким образом, можно считать, что если у всех этих животных (2681 голова) в данном локусе имелось всего 5362 гена, то 1679, т. е. $1215 + (2 \times 232)$ из них были W , а остальные 3683, т. е. $1215 + (2 \times 1234)$ — w . В этом случае мы говорим, что частота гена W равна 0,31, а гена w — 0,69. Если бы мы решили вести отбор на красную окраску, то для этого надо было бы увеличить частоту гена w и снизить частоту гена W .

Этот случай, где мы можем сосчитать все гены, наиболее простой из всех. Если же имеет место доминирование, то установить наличие рецессивных аллелей у гетерозигот невозможно. Как же тогда определить частоту рецессивного гена? Это возможно лишь в особом случае, когда мы имеем дело с гомозиготными рецессивами, полагая, что их количество будет соответствовать частоте рецессивных генов. Такой случай представляется в больших популяциях, где спаривание особей происходит по принципу случайности встречи родительских пар, то есть каждое животное в популяции имеет одинаковый шанс быть спаренным со всеми остальными животными. Это условие, очевидно, не может быть осуществлено в абсолютно строгом соответствии, но, как установлено, отклонения от него для многих пород скота практически не имеют значения.

Если обозначить частоту аллели A символом q_A , а частоту аллели a — q_a , то частота обоих генов, получаемых потомством от отца и матери, будет следующей:

| | | | |
|-----------|---------|-------------------------|-------------------------|
| | | От отца | |
| От матери | Ген | A | |
| | Частота | q_A | |
| | A | Потомок AA q_A^2 | Потомок Aa $q_A q_a$ |
| | a | Потомок Aa $q_A q_a$ | Потомок aa q_a^2 |

Таким образом, ожидаемая частота трех типов потомства будет:

| | | |
|---------|------------|---------|
| AA | Aa | aa |
| q_A^2 | $2q_A q_a$ | q_a^2 |

Это основное правило, лежащее в основе популяционной генетики, названо в честь открывших его исследователей законом Харди — Вейнберга. Тогда в отношении рецессивного гена частота гомозиготных рецессивных животных — единственной группы, которую можно точно классифицировать, — равна квадрату частоты рецессивного гена. Так мы получаем метод вычисления частоты данного гена.

В приведенном выше примере частота гена белой окраски (W) равна $\sqrt{\frac{232}{2681}} = 0,31$, что совпадает с числом, полученным при учете всех трех генотипов. Формула Харди — Вейнберга применима также и к сериям аллелей любой сложности, так как при случайном спаривании ожидаемая частота генотипа aa всегда будет q_a^2 , а частота гетерозигот Aa — $2q_A q_a$, независимо от того, сколько других аллелей находится в локусе. Но при доминировании проблема вычисления частоты генов по наблюдаемой частоте генотипов становится еще сложнее. Так как в связи с наличием таких сложных систем в группах крови крупного рогатого скота эта проблема стала вызывать интерес, мы укажем здесь на простой метод ее разрешения, являющийся, по-видимому, общеупотребительным. Самое важное в этой проблеме то, что, хотя у многих фенотипов генотипы можно специфицировать непосредственно, есть в их числе и такие, которые обусловлены несколькими генотипами. Рекомендательный метод состоит в вычислении частот на основе формулы распределения компонентов аллельной пары с помощью простых наблюдений над популяцией. Все расчеты будут при этом весьма приближенными. На их основе фенотипы распределяются на свои отдельные генотипы по формуле Харди — Вейнберга. Из этого распределения генотипов путем простого подсчета генов определяют их частоты, с тем чтобы было обеспечено равновесие популяций. Этот относительно простой метод дает, очевидно, приемлемые результаты в очень сложных, а также средней сложности случаях, к решению которых можно подойти алгебраически. Результаты получаются, судя по всему, такие же, как и при более сложном решении. Этот метод подробно описан в работе Нейман-Сёренсена (1956) о группах крови датских пород крупного рогатого скота.

Для примера воспользуемся системой ABO человека. Известны точные алгебраические методы подсчета частоты генов в этом случае, но он достаточно сложен, чтобы им воспользоваться для иллюстрации описанного нами метода.

Гипотетические частоты генов даны в следующей таблице.

| Фенотип | Частота | Генотипы | Ожидаемая частота |
|---------|---------|----------|-------------------|
| ОО | 0,32 | ОО | q_0^2 |
| А | 0,41 | АО, АА | $q_a^2 + 2q_0q_a$ |
| В | 0,18 | ВО, ВВ | $q_b^2 + 2q_0q_b$ |
| АВ | 0,09 | АВ | $2q_aq_b$ |

Гены особей ОО и АВ могут быть немедленно распределены, но в отношении особей А и В это невозможно. Однако с помощью формулы Харди — Вейнберга (на основе предположительной частоты генов) это распределение может быть выполнено следующим образом:

| Вычисленные значения | | | Распределение | | | | | |
|----------------------|----------------|----------------|---------------|-------|-------|-------|------|------|
| q ₀ | q _a | q _b | А | | В | | ОО | АВ |
| | | | АО | АА | ВО | ВВ | | |
| 1. 0,60 | 0,20 | 0,20 | 0,35 | 0,06 | 0,15 | 0,03 | 0,32 | 0,09 |
| 2. 0,57 | 0,28 | 0,15 | 0,329 | 0,081 | 0,159 | 0,024 | 0,32 | 0,09 |
| 3. 0,564 | 0,290 | 0,146 | 0,326 | 0,084 | 0,160 | 0,020 | 0,32 | 0,09 |
| 4. 0,563 | 0,292 | 0,145 | | | | | | |

Так, фенотипы А и В распределяются в каждом ряду согласно определенному набору частот и на основе этого распределения вычисляется новый набор частот и т. д. Это довольно быстрый процесс, дающий верные результаты.

Предположим, что у нас имеется смешанная популяция, которая произошла от скрещивания. Когда в ней должно наступить равновесие по Харди — Вейнбергу? Из нашего первоначального доказательства, которое исходило из частоты генов в популяции, очевидно, что генетическое равновесие в поколении будет восстановлено тогда, когда спаривание происходит по принципу случайности встречи родительских пар. Это не относится к случаю, когда мы имеем дело с генотипами, контролируемые многими локусами. Здесь равновесие восстанавливается согласно формуле Харди — Вейнберга, то есть частота генотипов $a/b \ c/d$ находится в равновесии $2q_aq_b \times 2q_cq_d$, но оно будет достигнуто не скоро даже в том случае, если оба локуса не сцеплены. Конечно, сцепление еще более замедляет достижение равновесия.

Наследование, сцепленное с полом

Те же принципы справедливы и для наследования, сцепленного с полом. У пола XX частота распределения генов, сцепленных с полом, точно такая же, как у генов, не сцепленных с полом. Но у пола XY частота генотипов А будет q_a , а частота генотипов а — q_a . Мужских особей, носителей рецессивного летального или сублетального гена, должно быть больше, чем женских, так как q всегда больше, чем q^2 . Фактически отношение мужских носителей к женским тем больше, чем меньше частота рецессивов. Большинство женских носителей происходит от спаривания пораженного летальным геном самца с гетерозиготными самками. Если, как это часто имеет место, ген оказывает сильное воздействие на жизнеспособность и самцы имеют пониженную плодовитость, то доля пораженных самок будет еще меньше, нежели ожидалось, так как пораженные самцы произошли от гетерозиготных самок, плодовитость которых, вероятно, должна быть нормальной. Такие сцепленные с полом признаки у животных находят редко (у крупных домашних животных они с достоверностью неизвестны, у птиц известно лишь несколько).

У человека примерами сцепленных с полом признаков являются гемофилия и дальтонизм. Гемофилия у женщин действительно встречается крайне редко, а частота дальтонизма у мужчин (8%) намного выше, нежели у женщин (0,4%). Вычисление частоты сцепленного с полом гена не является проблемой, так как она вычисляется по числу родившихся самцов (у птиц — по числу самок).

Частоты генотипов аутосомных и сцепленных с полом генов отличаются в одном отношении. Если скрестить две популяции с различной частотой генов, формула Харди — Вейнберга будет справедлива для аутосомных генов сразу же после первого расщепления. Однако вследствие того, что самец получает сцепленные с полом гены только от матери, частота генов у обоих полов после реципрокного скрещивания различна.

Следствия изоляции отдельных групп животных внутри популяции

Предпосылкой применения формулы Харди — Вейнберга является господство панмиксии (случайного спаривания) внутри популяции. Рассмотрим следствия разделения популяции на подгруппы, которые, будучи изолированными, уже не спариваются между собой. Для простоты возьмем крайний случай, когда популяция, где господствует панмиксия, разделена на линии, в пределах которых происходят спаривания полных брата с сестрой. Следствием этого, согласно теории вероятностей, будет различная частота каждого отдельного гена в различных линиях. Эти линии должны отличаться друг от друга генетически. Допустим, что этот процесс мы прерываем на половине и из каждой инбредной линии образуем довольно большие подгруппы, где спаривание особей происходит по принципу случайности встречи родительских пар. В каждой из этих подгрупп (субпопуляций) должна господствовать панмиксия, так что действие закона Харди — Вейнберга остается в силе. Однако на основе различной частоты генов в разных линиях этот закон уже недействителен для всей популяции. В результате инбридинга в популяции в целом будет идти процесс возрастания гомозиготности. При анализе любой из этих линий мы не могли бы сказать, что она инбредна; все, что мы сумеем отметить, — это то, что набор генотипов соответствует частоте генов этой линии. Если мы сравним ее с исходной популяцией, откуда она была получена, то обнаружим, что в среднем она стала более гомозиготной, так как образовалась из популяции путем инбридинга. Таким образом, понятие «инбридинг» и мера его измерения относятся по существу не к одной популяции, а к методу разведения, каким одна популяция была получена из другой.

Если понятие «инбридинг» подразумевает ограниченное число предков в родословной, то есть, что они родственны между собой, то каким образом мы могли бы точно указать размеры этого процесса? Для этого нам надо от частоты генов перейти к рассмотрению частоты генотипов и определить, в какой мере этот процесс предположительно повысил частоту гомозигот и понизил частоту гетерозигот. Классический коэффициент инбридинга по Райту (1921) определяет относительное уменьшение частоты гетерозигот, которое было, по-видимому, обусловлено этим процессом. Если частота двух аутосомных аллелей A и a составляла в исходной популяции q_A и соответственно q_a , то ожидаемая частота гетерозигот должна быть $2q_Aq_a$. Если создать ряд инбредных линий с одним коэффициентом инбридинга F , тогда ожидаемая частота таких гетерозигот в среднем во всех линиях составит $2q_Aq_a \times (1 - F)$. Отметим, что исследование линии самой по себе ничего не говорит. Мы получим только определенные частоты A и a , которые будут отличаться от таковых родительской популяции. Даже сравнение линии с родительской популяцией только по одному локусу даст нам немного, потому что мы рассчитываем на случайное изменение частоты генов по сравнению с тако-

вой в родительской популяции, а это позволяет надеяться, что в каждой данной линии она изменилась очень слабо. Таким образом, только исследование многих таких локусов и обнаружение избытка гомозигот по сравнению с родительской популяцией или исследование тех же локусов у многих линий могло бы решить экспериментально, имел ли место инбридинг. Если говорят, что две линии инбредированы (без наличия сравнительного материала), то это указывает лишь на то, что здесь, вероятно, будут обнаружены различные частоты генов.

Как же вычислить степень снижения гетерозиготности, которое обусловливается определенной системой спаривания? Снижение гетерозиготности означает возрастание гомозиготности. Возрастание гомозиготности обусловлено тем, что и в левой и в правой частях родословной появляется общий предок, а отсюда и шанс на получение данным индивидуумом от своих родителей двух одинаковых аллелей, которые фактически происходят от одного и того же гена общего предка. В локусах, не получивших копии того же гена, соотношения различных генотипов будут определяться по формуле Харди — Вейнберга. Шанс на то, что особь, получившая от обоих родителей копию одного и того же гена от общего предка, будет гомозиготной, определяется альтернативно коэффициентом инбридинга (F) по Райту. Ожидаемое соотношение индивидуумов различных генотипов в инбредированных популяциях, выраженное в частоте генов исходной популяции, составит:

$$\begin{array}{ccc} AA & Aa & aa \\ Fq_A + (1-F)q_A^2 & 2(1-F)q_Aq_a & Fq_a + (1-F)q_a^2, \end{array}$$

так как шанс на гомозиготность имеется у гена A . Альтернативно это выразится следующим соотношением:

$$q_A^2 + (1-F)q_Aq_a : 2(1-F)q_Aq_a : q_a^2 + (1-F)q_Aq_a.$$

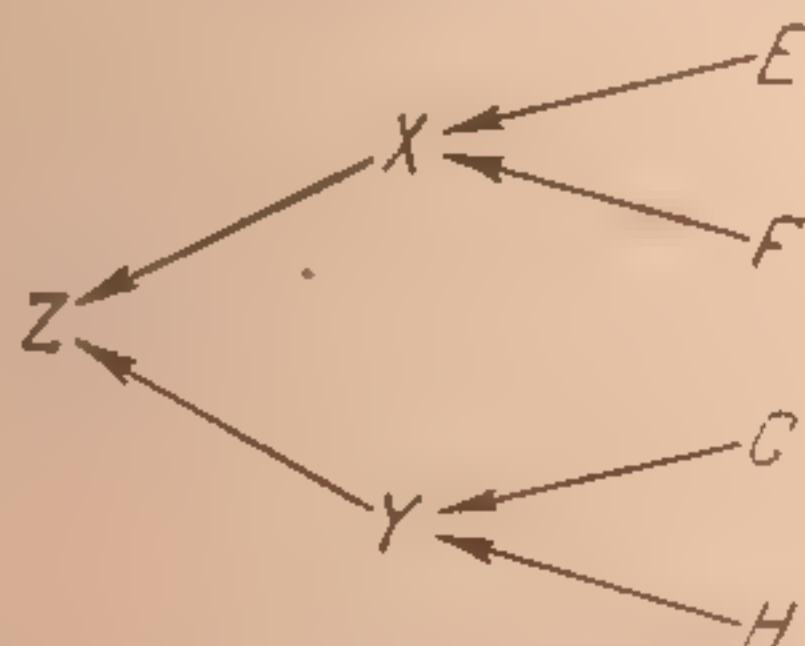
Это выражение показывает, что снижение гетерозиготности пошло наполовину в направлении одной гомозиготы и наполовину — в направлении другой. Первая формула более приемлема для множественных аллелей. Следует подчеркнуть, что частоты генов, введенные в этих формулах, являются частотами исходной популяции, а частоты генотипов — средними для многих таких локусов или для одного и того же локуса у многих особей, которые выводились независимо тем же методом. Закон Харди — Вейнберга применим к каждой линии. Теперь мы можем связать оба метода. Если q_A неодинакова во всех линиях, то среднее значение \bar{q}_A^2 будет равно $\bar{q}_A^2 + \sigma_{q_A}^2$, где \bar{q}_A — среднее для всех линий, а $\sigma_{q_A}^2$ — дисперсия q_A между линиями. Если мы сравним это выражение с тем, что мы имели выше для случая с двумя аллелями, то увидим, что для достижения ими идентичности, $\sigma_{q_A}^2$ должна быть равна $Fq_A(1-q_A)$. Следовательно, ожидаемая дисперсия частоты генов между линиями пропорциональна степени их инбридинга.

Как вычислить степень инбридинга одной особи? При самооплодотворении, возможном только у растений, шанс на то, что обе гаметы получают одинаковую аллель, равен $1/2$; степень гетерозиготности снижается в каждом поколении наполовину, так что $F_n = 1 - (1/2)^n$. При спаривании отца с дочерью шанс того, что дочь передаст копию той же аллели, что и отец, равен

| Тип спаривания | Коэффициент инбридинга потомства |
|--------------------------------------|----------------------------------|
| Самооплодотворение | 0,50 |
| Отец — дочь | 0,25 |
| Полные брат с сестрой | 0,25 |
| Полубрат с полусестрой | 0,125 |
| Двоюродные братья и сестры | 0,0625 |

$\frac{1}{2} \times \frac{1}{2} = \frac{1}{4}$. Первая дробь ($\frac{1}{2}$) означает шанс того, что дочь передаст ту аллель, которую она получила от отца, а вторая — что аллель, которую отец передал инбредлируемому поколению, была той же, которую он передал своей первой дочери. Аналогичным путем мы сможем вычислить коэффициенты инбридинга для потомства, полученного при применении различных типов близкородственного спаривания.

У человека наиболее частые родственные браки заключаются между двоюродными братьями и сестрами, что дает $F = \frac{1}{16}$. Для рецессивного гена частота гомозигот у потомства от таких браков равна $\frac{1}{16}q + \frac{15}{16}q^2$ по сравнению с q^2 для всей популяции. Округленно это соотношение будет равно $\frac{1}{16}$. В медицинской генетике его используют для вычисления частоты редких рецессивных генов. При длительно повторяющихся близкородственных спариваниях типа отец — дочь коэффициент инбридинга F (возрастание гомозиготности) может быть доведен до 1. Формулы для более сложных случаев можно получить исходя из следующих закономерностей, выведенных из предыдущих определений:



Символом C_{XY} мы обозначим шанс того, что два гена, взятых у животного X и животного Y , имеют общее происхождение.

Если E, F (G, H) являются соответственно родителями (♀ и ♂) особей X и Y , тогда:

$$C_{XY} = \frac{1}{4} (C_{EG} + C_{EH} + C_{FG} + C_{FH});$$

$$C_{XG} = \frac{1}{2} (C_{EG} + C_{FG});$$

$$C_{XX} = \frac{1}{2} (1 + F_X).$$

где F — коэффициент инбридинга особи X , и если Z — потомок X и Y , то $F_Z = C_{XY}$.

Эти формулы используются в качестве стандартных методов непрерывного контроля за степенью инбридинга внутри мелких подопытных стад домашних животных. Они обеспечивают также наиболее удовлетворительные расчеты действия инбридинга при непрерывном спаривании, например, полных братьев и сестер и т. п.

При непрерывном спаривании полных братьев и сестер мы можем проиллюстрировать этот метод следующим образом:



$$\begin{aligned} \text{Мы имеем } F_3 = C(A_2B_2) &= \frac{1}{4} [C(A_1A_1) + 2C(A_1B_1) + C(B_1B_1)] = \\ &= \frac{1}{4} [\frac{1}{2}(1 + F_1) + 2F_2 + \frac{1}{2}(1 + F_1)] = \frac{1}{4}(1 + F_1 + 2F_2). \end{aligned}$$

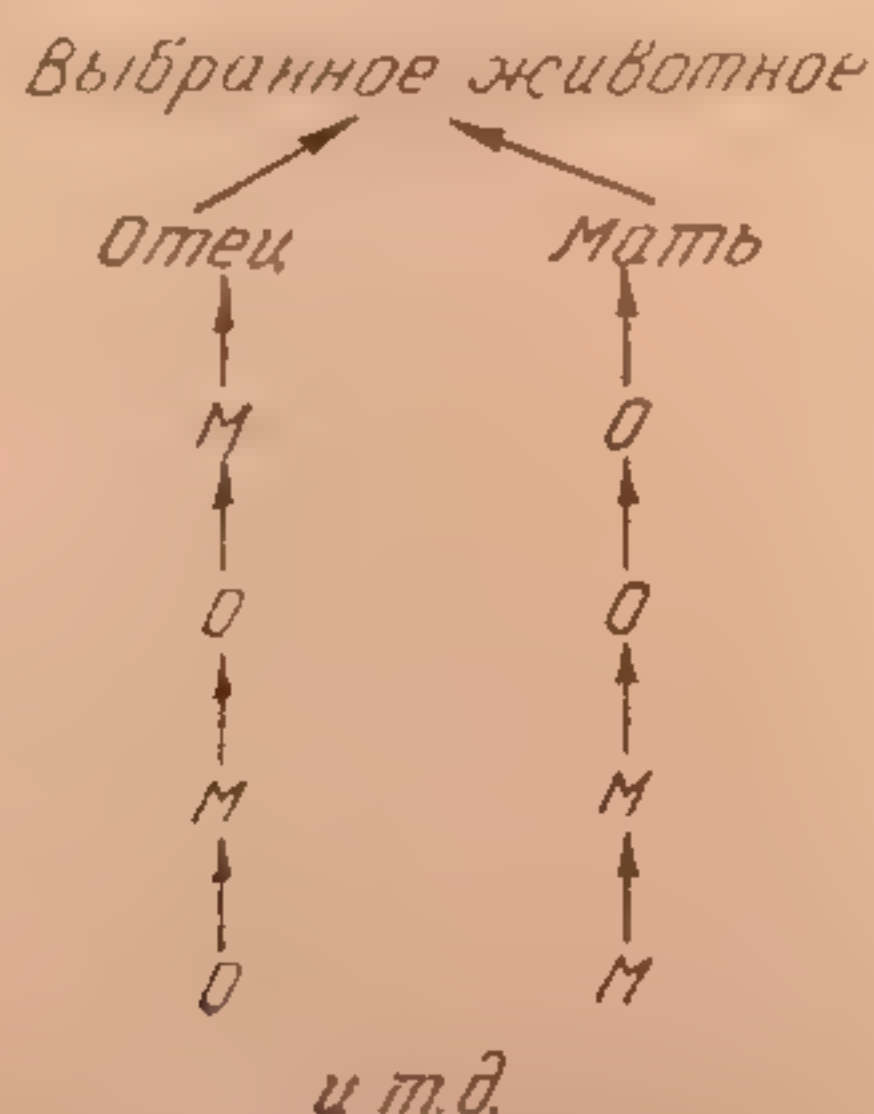
Это уравнение известно под названием уравнения «повторяющегося родства» (recurrence relationship). Оно позволяет вычислить степень инбридинга одного поколения из степени инбридинга другого. В общем виде его можно представить так:

$$F_n = \frac{1}{4} (1 + 2F_{n-1} + F_{n-2}).$$

В популяции, где спаривание происходит по принципу случайности встречи родительских пар, мы имеем $F_{-1} = F_0 = 0$ (животные F_0 — неинбрированные полные братья и сестры, а животные F_{-1} — их родители), тогда:

$$\begin{array}{cccccc} F_0 & F_1 & F_2 & F_3 & F_4 & F_5 \\ 0 & 1/4 & 3/8 & 1/2 & 19/32 & 43/64 \text{ и т. д.} \end{array}$$

Упомянем еще об одной модификации этой формулы, которая имеет особую ценность, если инбридинг был умеренным, а общие предки находились в родословной на некотором расстоянии друг от друга. Если общий предок находился на N поколений раньше родителей по одной стороне родословной, а на другой стороне появилось N_1 поколений, то эффективный инбридинг по этому общему предку будет $(1/2)^{N+N_1+1}$. Это вытекает из предыдущих определений. Если же общий предок появляется вторично только на одной стороне, то возрастания гомозиготности не происходит. Эта формула служит основой метода анализа целых пород скота; популяция, о которой шла речь, это та же порода на более ранней стадии ее формирования. В этом случае метод выборок состоит в том, что в родословной как отца, так и матери прослеживают одну «случайную» ветвь по направлению к более далеким предкам; «случайная» означает здесь лишь то, что в каждом случае придется решать, пойти ли дальше назад по материнской или отцовской стороне родословной. Каждая пара ветвей будет тогда выглядеть так:



Появление одного и того же животного в обеих ветвях каждой родословной называют тогда «повторяемостью». Частота таких повторяющихся имен в родословной и их близость к пробанду используется при расчете степеней инбридинга данного животного. Вместо того чтобы выписывать всю родословную и определять удельный вес каждого общего предка по его положению в таблице, мы берем, согласно приведенной выше формуле, лишь часть $(1/2)^n$ родословной в каждом ряду предков и справедливо приписываем каждому повторению равное значение. Конечно, это экономит труд, если родословная очень большая. Этот метод был впервые применен Мак-Фи и Райтом (1925) при изучении инбридинга у шортгорнской породы, где каждая родословная была прослежена примерно до 15-го поколения. Всякая попытка составить полную родословную потребовала бы исключительно больших усилий, особенно потому, что почти все важнейшие повторения встречались в ранний период существования породы. Не так давно этот метод был несколько модифицирован в том смысле, что теперь берут не все, а лишь отдельные родословные, например из второго или третьего поколения предков, но принципы исследования остались те же. За исключением шортгорнов, у которых в середине XIX в. чрезвычайно возросла концентрация «крови», общая степень инбридинга пород домашних животных довольно низка — она возрастает примерно на 0,4% на одно поколение, а, как мы увидим дальше, это и есть потеря полезной генетической изменчивости в течение одного

поколения. В этом случае общие имена встречаются в третьем или более дальнем рядах предков. Структура пород такова, что общих предков редко можно найти ближе этого ряда.

Здесь, пожалуй, следовало бы дать формулу для определения степени инбридинга той популяции, где спаривание происходит по принципу случайности встречи родительских пар, но размер которой ограничен M самцами и F самками. Вероятность того, что одно животное имеет одного и того же деда с обеих сторон, равна $\frac{I}{M}$ (что даст вероятный коэффициент инбридинга $\frac{I}{8M}$),

а вероятность того, что оно имеет одну и ту же бабушку, равна $\frac{I}{F}$, так что общая величина коэффициента инбридинга составит $\frac{I}{8M} + \frac{I}{8F}$. Если F больше M , что обычно и бывает, то значение имеет только число самцов.

Расчеты тех изменений, которые могут произойти в соотношениях различных генотипов при инбридинге, основаны на предположении, что все генотипы одинаково способны к размножению. Если это не так, и в особенности если гетерозиготы превосходят в этом отношении гомозигот, формула делается неточной. Степень отклонения зависит от применяемого метода инбридинга. Следует ожидать, что отбор в пользу гетерозигот с целью приостановить процесс уменьшения гетерозиготности будет тем эффективнее, чем ниже степень инбридинга. При самооплодотворении, как и при спаривании полных братьев и сестер, отбор в пользу гетерозигот должен быть очень интенсивным, чтобы этот процесс заметно замедлился. В конечном итоге (за исключением случаев сбалансированной системы леталей, когда умирают обе гомозиготы) этот процесс приводит к гомозиготизации, поскольку выщепившиеся гомозиготы при скрещивании друг с другом гетерозиготных животных не производят.

Какие же выводы вправе мы сделать, если, подсчитав три типа зигот AA , Aa и aa в популяции, мы обнаружим, что их число существенно отличается от того, что можно было ожидать согласно формуле Харди - Вейнберга? Наиболее простой причиной могла бы быть та, что все три типа зигот отличались различной жизнеспособностью в период от образования зиготы до момента подсчета животных. Это может, конечно, привести к отклонениям от ожидаемых значений в любую сторону. Однако возможно и другое. Основной предпосылкой формулы Харди - Вейнберга является спаривание по принципу случайности встречи родительских пар (панмиксия). Отклонения от нее могут быть обусловлены намеренным спариванием отдельных предпочитаемых экземпляров или разделением популяции на несколько племенных групп. Если частота генов в отдельных таких группах различна, то, как мы уже видели при анализе инбридинга, в популяции появится избыток гомозигот. Исследовать популяцию, где проводился инбридинг, можно разве только за счет ограничения ее численности, но надеяться найти там отклонения от формулы Харди - Вейнберга бессмысленно, если в самой популяции спаривание особей происходило по принципу случайности встречи родительских пар. Практически у большинства пород домашних животных степень преднамеренного выбора родительских пар (в особенности в расчете на несколько поколений) недостаточна для того, чтобы вызвать значительный избыток гомозигот.

Мы определили коэффициент инбридинга как шанс того, что обе аллели одного локуса, полученные особью от своих родителей и происшедшие от одного и того же гена несколько поколений назад, будут идентичными. Это и будет показателем степени родства родителей. Фактически степень родства двух неинбредных животных можно определить как шанс того, что ген, передаваемый одним из них, имеется на основе общности происхождения и у другого. Это как раз двойной шанс того, что простые аллели, случайно полученные обоими, имеют одинаковое происхождение. Следовательно, если X и Y являются родителями Z (и сами неинбредны), то родство между ними (r_{XY})

будет равно $\frac{1}{2}F_Z$. Тогда мы можем составить таблицу родства для наиболее часто встречающихся случаев.

| Сравниваемые особи | Степень родства |
|---|-----------------|
| Родитель—потомок | $\frac{1}{2}$ |
| Полные сестры и братья | $\frac{1}{2}$ |
| Полусестры и полубратья | $\frac{1}{4}$ |
| Тетка—племянница (по обоим родителям) | $\frac{1}{4}$ |
| Двоюродные братья и сестры | $\frac{1}{8}$ |

Эти показатели, предложенные впервые Р а й т о м (1921), лежат в основе статистического метода изучения наследования количественных признаков, к которому мы переходим в следующем разделе.

Метод путевого анализа

Метод путевого анализа С. Р а й т а (Р а й т, 1921а) сыграл большую роль в историческом развитии генетической науки. По мнению автора, за это время были разработаны более простые и совершенные методы изучения многих генетических проблем, поэтому здесь мы не будем останавливаться на подробном изложении метода Р а й т а, а ограничимся кратким его описанием.

Предположим, что у нас имеется несколько совокупностей количественных показателей. Взаимоотношения между различными данными мы могли бы выразить в виде коэффициентов корреляции. Однако эти коэффициенты ничего не говорят о функциональных взаимоотношениях между показателями. Путевые коэффициенты (Pfad-koeffizienten) позволяют нам, с одной стороны, выразить следствия известной функциональной схемы в виде коэффициентов корреляции, а с другой — дают возможность сделать также выводы относительно отдельных деталей функциональной схемы. В генетике мы встречаемся лишь с первым случаем — со статистическим выражением менделевской схемы. Р а й т вначале использовал эти схемы для дедуктивного заключения о последствиях инбридинга, определив коэффициенты инбридинга как корреляцию между признаками соединяющихся гамет. Но подробное вычисление коэффициентов инбридинга при регулярном близкородственном разведении (например, спаривание двоюродных братьев и сестер) неудобно, и методы М е й л к о т с а, разработанные на основе альтернативного и эквивалентного определения, более понятны, а также более приемлемы.

Путевой анализ применялся также при изучении наследования количественных признаков. Однако, по мнению автора, общая картина нередко затемнялась, например, при анализе результатов испытаний потомства. Тем не менее путевой анализ зачастую бывает весьма ценным, так как диаграмма путевых коэффициентов очень ясно освещает причинную природу явления. Простого теоретического объяснения путевого анализа нет. Более подробную информацию читатель может получить в работах Л и (1955) и Т ь ю к и (1954).

II. Наследование количественных признаков

Действие отдельных генов, определяющих почти все признаки домашних животных, мы не в состоянии установить и можем лишь определить общую изменчивость особей, которая предположительно обусловлена не только генетически, но и влиянием негенетических факторов. Несмотря на

то, что в основе определения изменчивости лежит частота генов, мы не можем непосредственно воспользоваться этим показателем. На основе его мы можем лишь предсказать характер появления количественных признаков.

Вначале решим вопрос о параметрах количественной изменчивости. В первую очередь объясним понятие стандартное отклонение (рассеивание). Если у нас имеется определенное число коров N и

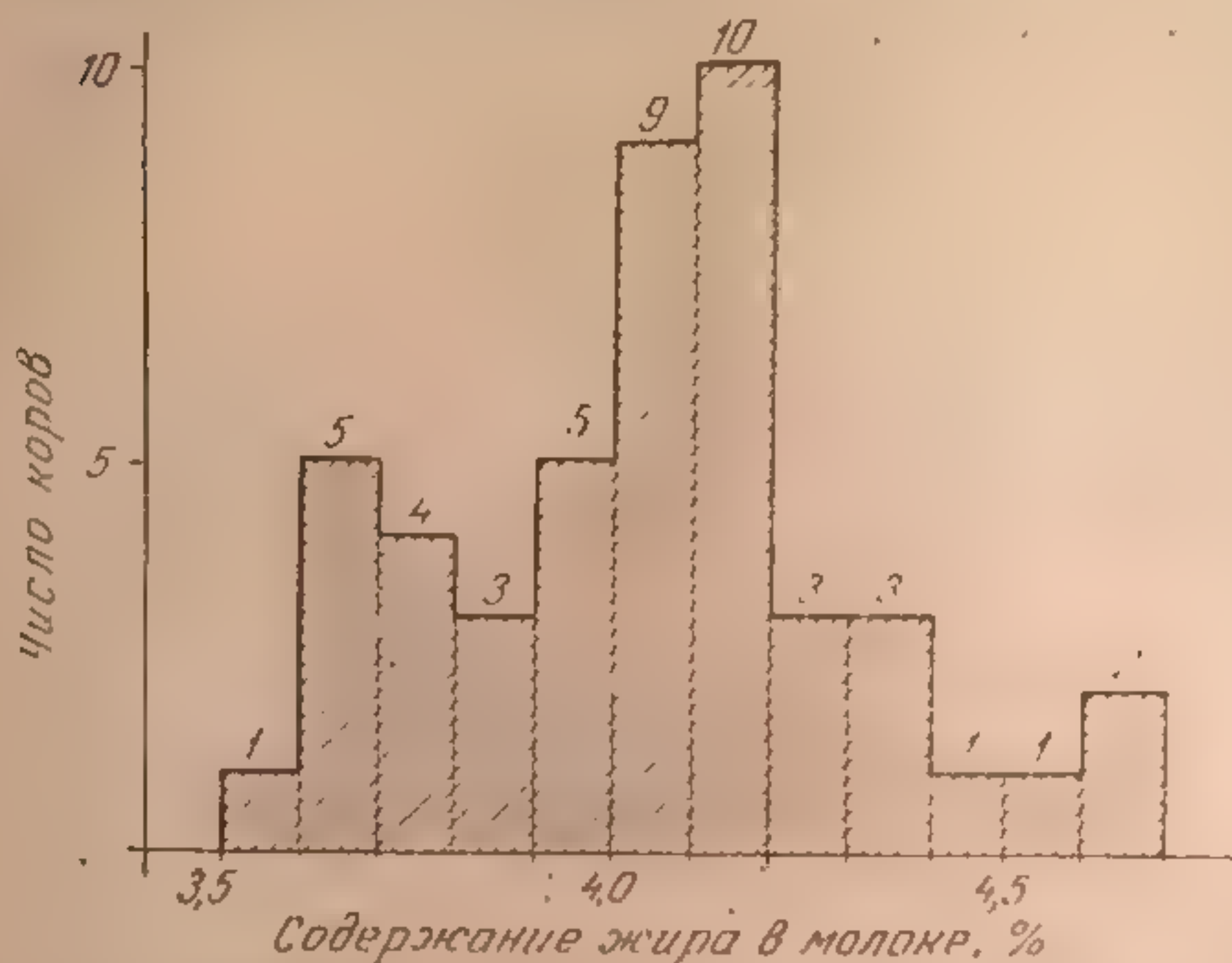


Рис. 28. Распределение 17 коров по содержанию жира в молоке.

данные о содержании жира в молоке, то для характеристики группы в целом мы разобьем их вначале на отдельные классы, куда будут отнесены особи с одинаковым содержанием жира (например: от 3,6 до 3,7%, от 3,7 до 3,8% и т. д.). Этот материал можно расположить в виде ряда в порядке увеличения процента жира от крайне низкого значения до самого высокого, а также представить графически в виде диаграммы частот, каждая колонка которой соответствует числу животных данного класса (рис. 28 и табл. 1).

Если выборку коров рассматривать как единое целое, то с помощью этих двух способов мы сможем адекватно отобразить все имеющиеся у нас сведения о группе. Однако эти способы чрезвычайно громоздки, и мы попытаемся их несколько упростить.

Таблица 1

| Процент жира | Число коров | Процент жира | Число коров | Процент жира | Число коров |
|--------------|-------------|--------------|-------------|--------------|-------------|
| 3,4—3,5 | 1 | 3,8—3,9 | 5 | 4,2—4,3 | 3 |
| 3,5—3,6 | 5 | 3,9—4,0 | 9 | 4,3—4,4 | 1 |
| 3,6—3,7 | 4 | 4,0—4,1 | 10 | 4,4—4,5 | 1 |
| 3,7—3,8 | 3 | 4,1—4,2 | 3 | 4,5—4,6 | 2 |

Для этого есть два пути: определить положение в распределении по шкале (различия между классами) и различия между отдельными животными (внутри класса).

В первом случае простейшим параметром будет средняя:

$$\bar{x} = \frac{\sum x}{N},$$

а для второго мы имеем целый ряд параметров. Здесь мы можем воспользоваться средним отклонением особей от средней, общим размахом варьирования особей в выборке или каким-либо другим сочетанием отклонений. На практике обычно применяют средний квадрат отклонений от средней — дисперсию. Так как мы не знаем точного значения средней, то \bar{x} является в известной мере числом приближенным. Наиболее удобно вычислять средний квадрат отклонений — дисперсию σ^2 — из уравнения:

$$\sigma^2 = \frac{\sum (x - \bar{x})^2}{N - 1}.$$

Корень квадратный из этой величины называют стандартным отклонением. В приведенном выше примере средней (\bar{x}) будет 3,95% жира в молоке, а стандартное отклонение ($\bar{\sigma}$) составит 0,24%.

Мы заинтересованы в том, чтобы учесть ту часть изменчивости, которая имеет генетическую природу. Тогда в первую очередь ее надо распределить по факторам изменчивости. Основная причина того, что дисперсия принята за меру изменчивости, заключается в том, что в случае нескольких независимых факторов изменчивости общая дисперсия равна сумме этих факторов. Так мы подходим к первому разделению общей дисперсии (по крайней мере в том случае, когда все особи имеют одинаковую возможность проявления влияния этих факторов) на дисперсию, обусловленную генетически, и дисперсию, обусловленную внешней средой. Алгебраически это выразится так: $\sigma^2_T = \sigma^2_H + \sigma^2_E$, что означает, что наблюдаемая общая дисперсия равна сумме изменчивости, основанной на наследственности (H — heredity) и действии внешней среды (E — environment). Сначала надо точно выразить, что подразумевается под этими двумя долями дисперсии. Предположим, что у нас имеется большая популяция, которую мы разделим на несколько групп таким образом, что в каждой группе все животные будут иметь одинаковый генотип. Если все животные будут содержаться в одинаковых условиях, то изменчивость внутри групп не будет обусловлена полностью генетически и это даст нам величину σ^2_E . Если группы большие и мы совершенно точно знаем их средние показатели, то разница между этими средними показателями разных групп будет обусловлена исключительно генетически и это даст нам величину σ^2_H .

Как мы видели, проще всего вычислить частоту генов в популяции, где спаривание особей происходит по принципу случайности встречи родительских пар. Аналогично этому вычисленные нами меры изменчивости относятся к такой же определенной специфической популяции, находящейся под воздействием определенного типа варьирующих условий внешней среды. Строго говоря, все наши величины имеют значимость только для особей популяции при особых условиях. Поэтому распространять их на другие популяции и другие условия внешней среды нужно с большой осторожностью.

Если группы не очень велики, мы не уверены в истинной средней группы, иными словами, изменчивость в пределах таких групп составляет известную часть изменчивости между группами. Это может быть учтено, так как мы знаем, что стандартная ошибка наблюдаемой средней по группе равна $\frac{\sigma_E}{\sqrt{N}}$, где N — число наблюдений в каждой группе. Это означает, что дисперсия, которая характеризовала взаимодействие между группами, равна $\frac{\sigma^2_E}{N}$. Следовательно, наблюдаемая дисперсия между средними групп составит $\sigma^2_H + \frac{\sigma^2_E}{N}$. Для нахождения этих компонентов дисперсии пользуются методами вариационного анализа.

Прежде чем перейти к более подробному обсуждению генетических проблем, остановимся на характеристике σ_E . Выше мы отмечали, что все особи в равной мере подвергаются влиянию изменчивости условий внешней среды. Однако во многих случаях мы можем установить, какому роду влияний условий внешней среды в действительности подвергалось животное, и воспользоваться этими наблюдениями для расчетов. Это можно сделать двумя способами. 1. Внесением поправок на каждый известный тип влияний условий внешней среды. Наиболее часто вносится поправка на возраст при анализе данных о молочной продуктивности коров. Показатели удоев за предыдущие лактации уравниваются путем умножения на обусловленный возрастом фактор, и полученные данные обрабатывают как гомогенную группу. 2. Выполнением всех расчетов внутри однородных групп (если число групп невелико) и сложением полученных таким образом результатов (альтернативный метод). Этим методом обрабатываются показатели удоев молоч-

ного скота при наличии большой изменчивости в уровне содержания от стада к стаду. Он является в целом более полезным и приемлемым в том случае, когда полученные результаты не совпадают с ожидаемыми и необходимы дальнейшие вычисления.

Пригодность этих методов можно оценить величиной, которая соответствует снижению дисперсии. Так как мы заинтересованы в том, чтобы проанализировать общую дисперсию, то вначале исключаем все факторы изменчивости, обусловленные известными нам причинами. Учитывать факторы, составляющие меньше чем 5% общей дисперсии, нет смысла. Так, например, у молочного скота различия между стадами по удою составляют 30—50% общей дисперсии этого показателя, различия в возрасте определяют около 20—25% общей изменчивости, а различия по срокам отела — лишь 1—2%. Последний фактор хотя и имеет определенный эффект, но если его сравнить с остальными, то нет смысла делать поправку¹. Поэтому в целом мы анализируем данные внутри стад и вносим только поправку на возраст. В этой связи надо отметить, что на тот фактор, который сам может иметь генетическое происхождение, поправка не вносится. Короткий период лактации может быть нередко обусловлен внешними факторами, например переходом животного к другому владельцу или несчастным случаем. В других случаях короткий период лактации может быть обусловлен преждевременным запуском, что означает, что корова по своим наследственным задаткам является плохой производителем молока; введением поправки на продолжительность лактации этот фактор оказался бы скрытым. Практически среди животных мы не встречаемся со случаями отсутствия у них генетической изменчивости. Лишь у идентичных близнецов мы можем говорить о полном генетическом сходстве.

У некоторых видов животных (главным образом у мелких лабораторных животных) разведение по линиям приняло такие масштабы, что всех особей одной линии можно считать генетически идентичными. Если инбредные линии генетически однородны, то таковы же будут и помеси, полученные от скрещивания двух таких линий. Далее мы увидим, как применяются эти методы для измерения генетически обусловленных дисперсий в связи с другими имеющимися в нашем распоряжении методами.

При улучшении популяции животных путем селекции мы заинтересованы не только в их продуктивности, но и в том, каковы они в племенном отношении. Мы заинтересованы в отборе таких животных, которые могут дать лучшее потомство. Животное, гомозиготное по рецессивному малоценному гену, будет, очевидно, само обладать плохой продуктивностью. Но далеко не всегда генотип потомства будет соответствовать генотипу родителей. Поэтому мы должны отличать продуктивность животных от их средней племенной ценности. Последняя представляет собой генотип животного, выявленный на основании испытания по потомству путем спаривания с большим числом особей той же популяции. Таким образом, если среднее популяции 100, а среднее потомков данного животного — 105, то мы говорим, что племенная ценность отца — 110. Иными словами, это есть мера ценности генотипа животного. Различия в племенной ценности между животными (на основе их генотипа) обычно выражаются аддитивной генетической вариансой (дисперсией) и обозначаются символом σ_g^2 . Термин этот неудачен, так как он может вызвать представление о варианте, обусловленной лишь генами с аддитивным (суммарным) действием (в том смысле, что средний показатель гетерозиготы Aa всегда будто бы лежит посередине между средними гомозигот AA и aa). Однако это часто неверно. Аддитивная генетическая варианса (дисперсия) охватывает различия между особями в потомстве; если она равна нулю, мы не можем ожидать какого бы то ни было эффекта селекции. Аддитивную генетическую дисперсию, выраженную в виде доли общей дисперсии,

¹ Исключение фактора сезона отела допустимо лишь в условиях бесперебойного полноценного кормления коров в течение всего года.— *Прим. ред.*

обычно называют наследуемостью признака, и это понятие теперь часто встречается в современной терминологии, касающейся вопросов наследования количественных признаков.

Определение наследуемости

Вначале мы разделили общую дисперсию σ^2 на часть, обусловленную генетически, и часть, обусловленную факторами внешней среды; затем ту часть, которая определяется генотипом, разделили, в свою очередь, на часть, обусловленную изменчивостью между группами потомков различных особей, и остаток. Этот остаток представляет собой генетически обусловленную изменчивость, основанную на таких генетических явлениях, как доминирование и эпистаз. Если доминирование или эпистаз не имеют места, тогда вся генетически обусловленная дисперсия будет аддитивной. Существовала известная тенденция характеризовать наследуемость (как это определено выше) как часть общей дисперсии, имеющей генетическую природу. Это означает, что остаток обусловлен факторами окружающей среды. Однако это не так: нельзя забывать, что остаток также содержит изменчивость, зависящую от генетических явлений.

Показатель наследуемости, соответствующий σ_H^2 — общей генетически обусловленной изменчивости, часто дополняется условным определением «в широком смысле». Действительно, вычислить его нелегко, и большинство значений соответствует σ_g^2 , следовательно, показателю наследуемости «в узком смысле». Если при термине «наследуемость» никаких пояснений нет, то это означает, что речь идет о наследуемости в «узком смысле» слова.

Изменчивость, обусловленную генетическими явлениями, можно далее разделить на ту, которая основана на доминировании (σ_D^2), и ту, которая зависит от эпистаза (σ_I^2). Однако такое деление возможно при условии, что все гены наследуются независимо. Способ определения степени влияния эпистаза на изменчивость предложен Кокерхемом (1954). Но дальнейшее подразделение генетической изменчивости имеет уже фактически больше теоретический, чем практический интерес. До сих пор еще ни у одного вида животных не была определена изменчивость какого бы то ни было признака, основанная на эпистазе. В отдельных случаях на основе косвенных доказательств можно принять, что она, вероятно, невелика. Однако точные определения ее не проводились.

С явлениями наследуемости связана одна важная особенность, которую мы принимаем без доказательств, а именно возможность предсказать, в какой степени продуктивность отобранных на племя по этому признаку родителей передается их потомству. Так, если мы имеем коров, удои которых на 200 кг выше, чем средний удои по стаду, при условии, что более высокая продуктивность родителей обусловлена генетически, то удои их дочерей (от средних быков) должны превысить средний показатель стада на 100 кг. В действительности (в связи с тем что наследуемость молочности у коров составляет всего 0,25) дочери будут иметь преимущество всего в 25 кг. Иными словами, наследуемость определяется соотношением в фактических сдвигах в показателях продуктивности потомства по отношению к сдвигам в их генотипе. Эта сторона имеет значение для некоторых методов определения наследуемости.

С другой стороны, согласно данному нами определению племенной ценности, мы ожидаем, что изменчивость между группами потомков различных отцов равна $1/4\sigma_g^2$. Аналогично этому ожидаемая доля дисперсии между группами с общими родителями (группами полных братьев и сестер) равна $1/2\sigma_g^2$. Фактически истинная дисперсия будет несколько больше, потому что шанс того, что полные брат и сестра имеют в каждом локусе одинаковые аллели, равен $1/4$. Поэтому их сходство определяется другими причинами, а не средним действием тех генов, носителями которых они являются. Таким образом,

ожидаемая изменчивость между группами родственников, степень родства которых обозначается буквой r , составит $r\sigma_g^2$ (методы ее расчета изложены выше).

Сходство между членами одной группы можно просто выразить как отношение изменчивости между группами к общей изменчивости. Очевидно, представители одной и той же группы имеют тем большее сходство, чем сильнее отклонения между группами. В статистике эта степень сходства между представителями одной группы измеряется корреляцией и равна $\frac{r\sigma_g^2}{\sigma_T^2} = rh^2$. Понятие «наследуемость» и родственное ему понятие аддитивная

(суммарная) генетическая варiances, являются основными показателями применительно к животноводству. Далее мы увидим, что они необходимы для определения других очень важных показателей, как, например, эффективность селекции по семьям и точность испытаний по потомству.

Каждое из этих проявлений наследуемости может быть использовано для вычисления ее величины. Методы, которыми пользуются в племенном животноводстве для этой цели, можно разделить на две группы: 1) методы прогноза и 2) методы оценки долей дисперсии.

I. Методы прогноза позволяют предсказать уровень продуктивности животного по показателям продуктивности его родственников. Если используемые на племя животные представляют собой крайне уклоняющуюся группу в популяции, тогда это будет система сравнения степени фактического улучшения с селекционным дифференциалом. Отдельные методы следующие:

а) *Метод вычисления регрессии показателей потомства на средние показатели родителей.* Ожидаемый показатель потомков является средним показателем племенной ценности их родителей. Тогда регрессия показателей потомков на среднюю продуктивность родителей равна наследуемости. Однако применительно к домашним животным данный метод малоприменим, так как число племенных производителей значительно меньше, чем число племенных маток. Этот метод можно применять только для определения наследуемости тех признаков, которые могут быть измерены у того и другого пола. Из немногих работ, встречающихся в литературе, наиболее конструктивной является работа Берге (1948) о наследуемости числа позвонков у свиней.

Данные обобщены следующим образом:

| Среднее число позвонков родителей | Число позвонков у спариваемых родителей | Число потомков | Среднее число позвонков у потомков |
|-----------------------------------|---|----------------|------------------------------------|
| 27 | 27×27 | 87 | 27,32 |
| 27,5 | 27×28 | 173 | 27,77 |
| 28 | 27×29 | 163 | 28,08 |
| | 28×28 | 355 | 28,03 |
| 28,5 | 27×30 | 20 | 28,10 |
| | 28×29 | 1568 | 28,45 |
| 29 | 28×30 | 75 | 28,95 |
| | 29×29 | 1860 | 28,83 |
| 29,5 | 29×30 | 451 | 29,16 |
| 30 | 30×30 | 32 | 29,56 |

Здесь ясно сказывается влияние наследственности, так как у родителей с низким числом позвонков потомство имело также меньше позвонков, чем потомство тех родителей, где число позвонков было больше. Наследуемость, оцениваемая на основе регрессий показателей потомков на средние показатели родителей, равна 0,74.

б) *Метод вычисления простой регрессии родители — потомки.* Об этом методе мы уже упоминали при обсуждении значимости показателя наследуемости. Ожидаемая регрессия показателей потомков на показатели одного

из родителей будет равна $\frac{1}{2}h^2$. Разумеется, этот метод особо пригоден для определения наследуемости признаков, представленных лишь у животных одного пола, поэтому он нашел такое широкое применение при изучении генетических основ молочной продуктивности коров, яйценоскости кур и т. д. Однако и здесь, как при всех прочих методах определения степени наследуемости, нужно следить за тем, чтобы не было негенетических причин сходства между родственными животными. Поэтому все подобные анализы проводят внутри стад и в пределах потомства отцов внутри стад. Это позволяет устранить большую часть ошибки, обусловленную сдвигами во времени наблюдений внутри стад, а также любое отклонение, которое может выявиться в результате спаривания одного быка только с определенными коровами.

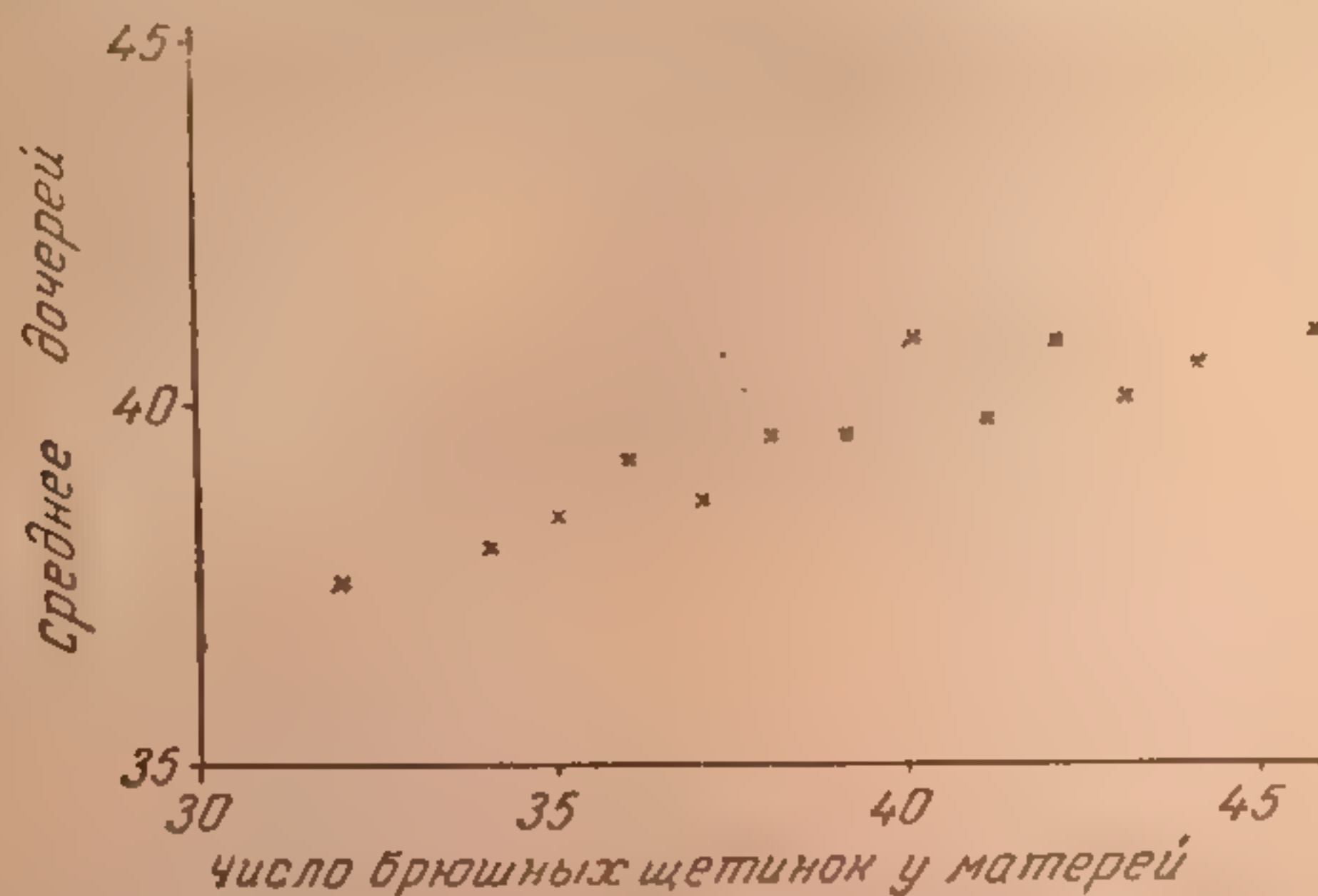


Рис. 29. Регрессия потомков на матерей по числу брюшных щетинок у дрозофилы. (Каждая точка представляет собой среднее приблизительно по 50 потомкам.)

Так как у домашних животных размеры групп при сравнимых условиях внешней среды обычно невелики, мы воспользуемся для примера данными одного лабораторного опыта с дрозофилой. За мерило примем число брюшных щетинок у дрозофилы. Было исследовано около 500 самок, которые могли спариваться с неисследованными самцами, а затем по одному потомку обоего пола от каждой самки. На рисунке 29 показана регрессия среднего числа щетинок у потомков женского пола на соответствующие показатели матерей, сгруппированных по числу щетинок. Для уменьшения изменчивости, обусловленной случайностью, крайние группы родителей были объединены, так что все показатели основываются на средней, полученной не менее чем у 30 потомков. Вычисленная регрессия равна 0,26, а коэффициент наследуемости данного признака у целой популяции — 0,52. Рисунок 30 иллюстрирует интересную особенность этих данных. Распределение числа щетинок в потомстве от матерей с большим числом щетинок (более 42) представлено в первом ряду сверху, а число щетинок у потомков от матерей, имевших менее 35 щетинок, — во втором ряду. Таких матерей было примерно 10% в обоих случаях. Хотя обе группы потомков заметно отличались одна от другой, они охватывали почти весь размах изменчивости исходной популяции, несмотря на высокую наследуемость данного признака. Тем селекционерам, которые отрицают значение наследуемости, из-за того что им может быть случалось получить плохую телку от хорошей коровы, эта диаграмма, вероятно, покажется неожиданной. Стандартная ошибка вычисленного таким способом коэффициента наследуемости равна (так как $h^2 = \text{удвоенному коэффициенту регрессии}$) удвоенной стандартной ошибке коэффициента регрессии, или приблизительно $\frac{2}{\sqrt{n}}$, где n — число пар дочь — мать. Для того чтобы величина стандартной ошибки коэффи-

коэффициента наследуемости составляла 0,10, нужно 400 таких пар, а для стандартной ошибки 0,05 — 1600. Этим методом анализируются иногда и другие степени родства, например тетка — племянница; недостаток этого метода в данном случае тот, что стандартная ошибка быстро возрастает при уменьшении степени родства.

в) *Метод вычисления эффекта селекции.* Из простой регрессии потомки — родители вытекает, что если мы селекционируем женских особей, преимущество которых в продуктивности по отношению к среднему показателю

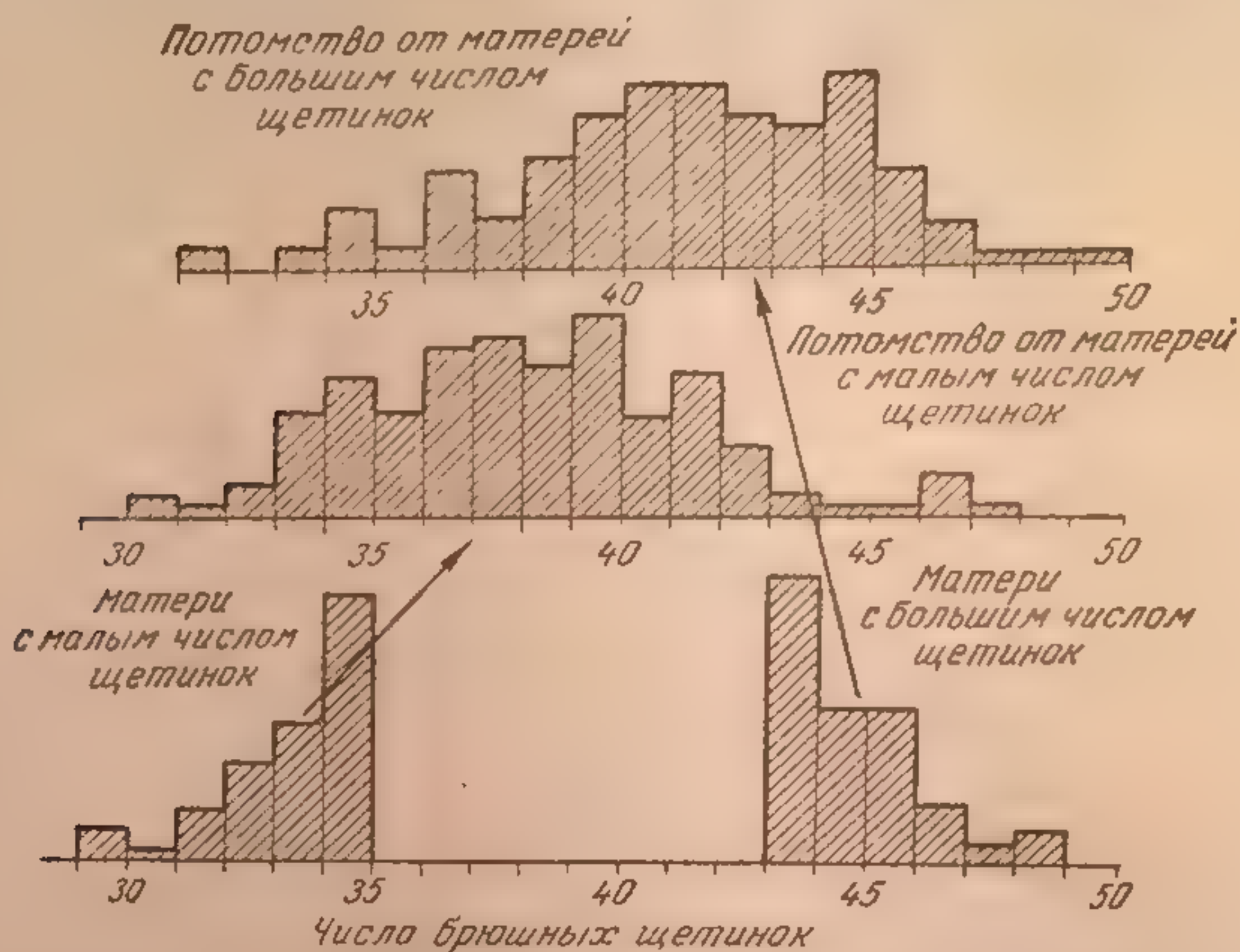


Рис. 30. Распределение потомства по числу брюшных щетинок от двух групп матерей, различающихся по числу щетинок (35 и 42).

популяции будет $P_f - \bar{P}$, то ожидаемое преимущество их потомков составит $\frac{1}{2}h^2(P_f - \bar{P})$. Если вести селекцию среди мужских особей, сюда прибавится селекционный эффект, равный $\frac{1}{2}h^2(P_m - \bar{P})$, так что общий эффект будет:

$$h^2 \left(\frac{P_m - \bar{P} + P_f - \bar{P}}{2} \right).$$

Если обозначить селекционный дифференциал мужских особей символом $P_m - \bar{P}$ и т. д., то ожидаемый эффект в последующем поколении равен коэффициенту наследуемости, умноженному на средний селекционный дифференциал особей обоего пола. В этом случае, когда мы ведем селекцию в течение нескольких поколений, ожидаемый эффект вычисляется путем суммирования селекционных дифференциалов всех поколений. Этот метод более приемлем по отношению к лабораторным животным, так как определение наследуемости отдельных признаков у домашних животных проводится с той целью, чтобы иметь возможность предсказать степень их улучшения, достигаемую действием селекции. Для того чтобы отличить этот показатель от показателей, получаемых с помощью других методов, Фалкнер (1952) ввел понятие «реализованная наследуемость». В описанном выше опыте с дрозофилой было отселекционировано 5 линий в обоих направлениях. Во всех линиях исследовалось по 100 особей обоего пола и по 20 крайне уклоняющихся индивидуумов, отбравшихся для получения от них потомства. Средние показатели для обоих полов всех 5 линий представлены ниже.

| Направление селекции | Селекционный дифференциал (кумулятивный) | Общий эффект | Реализованная наследуемость |
|----------------------|---|--------------|-----------------------------|
| Плюс-вариант . . . | 24,80 | 13,10 | 0,54 |
| Минус-вариант . . . | 20,28 | 7,40 | 0,38 |

Таким образом, эффект в плюс-варианте селекции согласуется с другими показателями наследуемости, хотя в минус-варианте степень наследуемости, по-видимому, уменьшилась, что действительно было подтверждено дальнейшими опытами.

II. Методы оценки долей (компонентов) дисперсии. Эти методы вытекают непосредственно из определения аддитивной генетической дисперсии, и в то время как прочими методами определяется сама наследуемость, они позволяют вычислить генетически обусловленные доли дисперсии, откуда можно найти показатель наследуемости путем сравнения с общей дисперсией. Здесь необходимо еще более тщательно, чем при вычислениях методом регрессии, исключать все возможные негенетические причины сходства между представителями каждой группы родственников. В схеме опыта это достигается путем возможно более случайного (рендомизированного) распределения животных. Показатели продуктивности исследуют, работая внутри стад в пределах коротких периодов времени, например года отела и т. д. Тогда этот метод сводится либо к анализу средних по группам, либо к дисперсионному анализу. Для вычисления дисперсии, обусловленной генетическими факторами, оба метода одинаково пригодны, но обычно применяют последний вследствие легкости определения показателей достоверности. Основная трудность при таких анализах заключается в проблеме негенетического сходства между группами родственников. В отношении подопытных животных эту проблему можно решить с помощью заведомо случайного спаривания членов родственной группы или, если это невозможно, путем статистической оценки дополнительной дисперсии между созданными таким образом группами. Но при обработке данных, полученных на практике, эту проблему нельзя разрешить с достаточной достоверностью. В действительности не удастся избежать материнского влияния, и полученные коэффициенты наследуемости могут рассматриваться лишь как наивысшие из возможных.

а) *Анализ групп полубратьев и полусестер.* К группам полубратьев и полусестер, которые мы обычно имеем при исследовании полевого материала, относятся группы животных с общим отцом. Доля дисперсии, обусловленная различиями между группами, определяется тогда различиями между отцами. Главная проблема при использовании этого метода состоит в возможном исключении негенетической изменчивости между группами отцов. Это означает, что все расчеты надо вести в пределах стад и, чтобы уменьшить негенетическую долю дисперсии, работать в пределах ограниченных периодов времени, например в пределах года или сезонов. Все неучтенные показатели негенетической изменчивости умножают на 4, что может серьезно влиять на результат.

Оценка наследуемости какого-либо признака по изменчивости между группами полубратьев и полусестер, очевидно, тесно связана с проблемой испытания производителей по потомству. И действительно, создание особых станций по испытанию потомства, в организации которых Дания сыграла ведущую роль, позволило обобщить некоторые очень ценные сведения. Они были получены на материале животных, происходивших из различных стад и содержавшихся на особых станциях по испытанию продуктивности. На испытания ставились дочери быков из многих стад; однако внутри стад спаривание по принципу случайности встречи родительских пар исключалось, так как это могло бы привести к различиям между группами, обусловленным окружающей средой. На контрольных станциях по откорму

свиной пометы, полученные от одного и того же хряка, не содержатся вместе. Тем не менее все они происходят из одного племенного стада и у них в известной мере могут сохраниться следы влияния тех условий, в которых

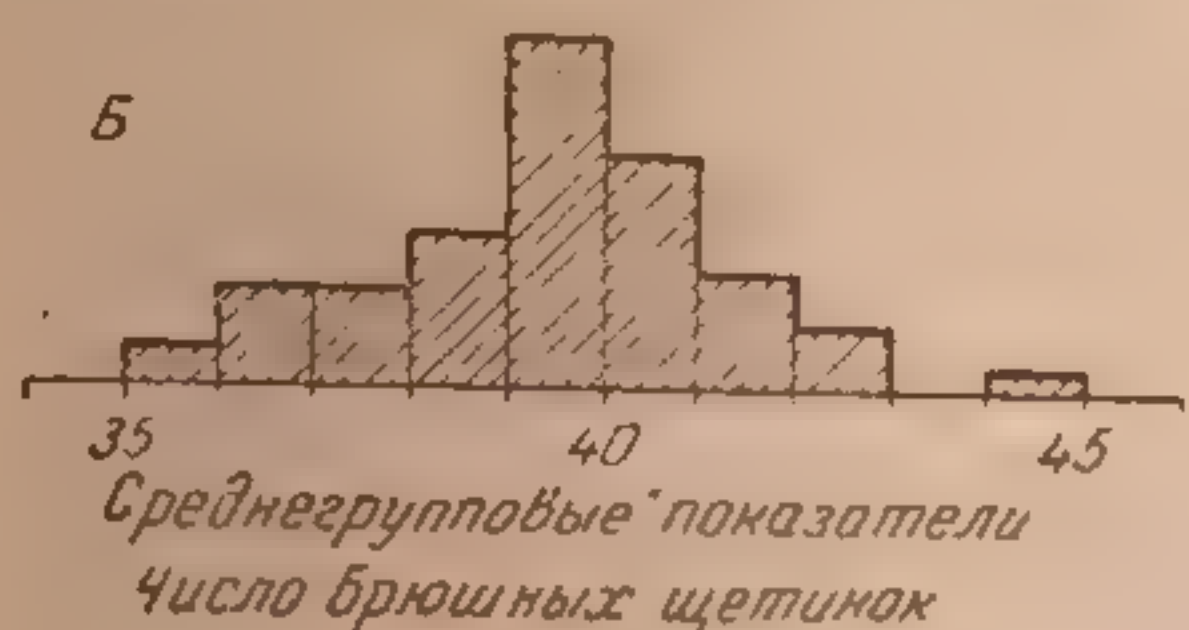
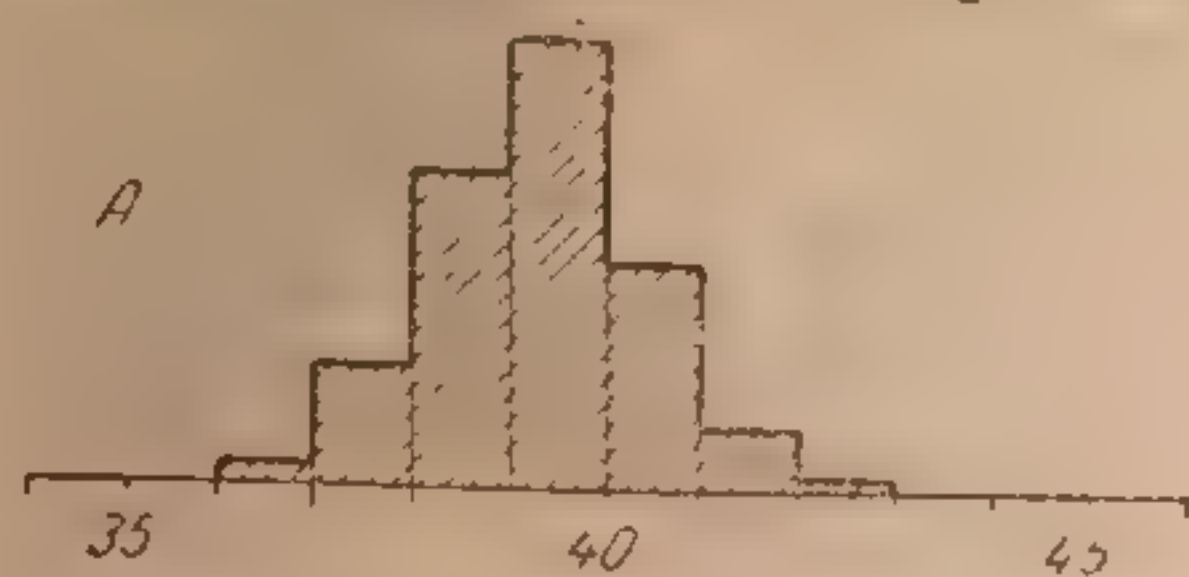


Рис. 31. Распределение среднегрупповых показателей по числу брюшных щетинок:

А — выборочная проба самок из популяции; Б — группы по 10 полусестер от одного отца.

по семействам показаны на рисунке 31. Кроме того, из каждой группы было изъято по 10 неродственных особей, принадлежащих к той же популяции. Можно видеть, что наблюдаемая изменчивость несколько больше той, которую можно было бы ожидать, если бы не было различий между семействами отцов. Тогда дисперсию, обусловленную различиями между отцами, мы оценим либо путем анализа средних по группам, либо дисперсионным анализом. В первом случае получим:

| Источник изменчивости | Число степеней свободы | Дисперсия |
|--|------------------------|-----------|
| Между особями одной пробирки (w) | 480 | 10,34 |
| Между средними по пробиркам внутри отцов (b) | 60 | 2,63 |
| Между средними по отцам (s) | 59 | 3,05 |

при ожидаемых значениях σ_w^2 , $\sigma_b^2 + \frac{\sigma_w^2}{5}$ и $\sigma_s^2 + \frac{\sigma_b^2}{2} + \frac{\sigma_w^2}{10}$

При дисперсионном анализе имеем:

| Источник изменчивости | Число степеней свободы | Средний квадрат | Ожидаемое значение |
|---|------------------------|-----------------|---|
| Внутри пробирок | 480 | 10,34 | σ_w^2 |
| Между пробирками внутри отцов | 60 | 13,15 | $\sigma_w^2 + 5\sigma_b^2$ |
| Между отцами | 59 | 30,46 | $\sigma_w^2 + 5\sigma_b^2 + 10\sigma_s^2$ |

В этом случае при одинаковых размерах групп оба метода дают одинаковые значения долей дисперсии:

σ_w^2 10,34
 σ_b^2 0,56
 σ_s^2 1,73

Метод дисперсионного анализа показывает нам, что средний квадрат отклонений между пробирками несущественно отличается от среднего квадрата внутри пробирок. Коэффициент наследуемости изменчивости внутри пробирок составит:

$$h^2 = \frac{4 \times 1,73}{10,34 + 1,73} = 0,57.$$

Этот показатель совпадает по своему значению с теми, которые были получены другими методами.

В качестве другого примера приведем работу Бейкера, Хейзела и Рейнмюллера (1943) о скорости роста свиней. Дисперсионный анализ данных роста за 140—168 дней приведен ниже:

| Источник изменчивости | Число степеней свободы | Средний квадрат | Ожидаемая величина | Доля дисперсии |
|---------------------------------|------------------------|-----------------|--|----------------|
| Между отцами | 54 | 333,2 | $R + \frac{994}{259} + \frac{994}{62} S$ | 6,5 |
| Между пометами внутри отцов . . | 197 | 228,5 | $R + \frac{994}{259}$ | 37,1 |
| Внутри пометов | 735 | 86,1 | R | 86,1 |

Доли дисперсии между отцами, между пометами от одних и тех же отцов и в пределах отцов приведены в последней колонке таблицы. Вычисленный таким образом коэффициент наследуемости равен:

$$h^2 = \frac{4 \times 6,5}{6,5 + 37,1 + 86,1} = 0,25.$$

Довольно сложную формулу стандартной ошибки по вычисленному этим методом коэффициенту наследуемости можно несколько упростить:

$$\left(h^2 + \frac{4}{n} \right) \sqrt{\frac{2}{N}},$$

где n — число потомков на одного отца, а N — число отцов. Как бы ни была велика группа, ошибка не может быть меньше чем $h^2 \sqrt{\frac{2}{N}}$. Для данной совокупности наблюдаемых потомков можно показать, что для получения наиболее точного значения h^2 , n должно равняться $\frac{4}{h^2}$. Тогда стандарт-

ная ошибка будет $h^2 \sqrt{\frac{8}{N}}$. Если предположить, что h^2 равно примерно 0,25, а стандартную ошибку желательно уменьшить до 0,05, то потребуется 200 отцов с 16 дочерьми от каждого. Отметим еще раз, что если мы хотим получить такие же точные значения, пользуясь методом регрессии дочерей на матерей, то нам потребуется 1600 пар (то есть нам придется исследовать 3200 животных).

б) Анализ групп полных братьев и сестер. Группы полных братьев и сестер можно получить в любом числе только в свиноводстве и птицеводстве. Разрешить проблему негенетических различий между группами здесь гораздо труднее, чем в том случае, когда мы имеем группы полубратьев и полусестер. Полные сестры и братья имеют одинаковую «среду» во время пренатального развития. Сходство условий среды имеется у свиней еще и в подсосный период. Поэтому определение наследуемости по группам полных братьев и сестер дает лишь ее высшее значение. С точки зрения генетики имеются все основания считать, что наследуемость в этом случае несколько выше. Полные братья и сестры сходны не только вследствие известного сходства по действию их генов, но еще и потому, что в каждом локусе имеется 0,25 шанса на то, что полные брат и сестра получили от своих

родителей одну и ту же пару аллелей. Поэтому такая информация имеет в большинстве случаев отрицательное значение. Если различия между группами полных братьев и сестер не более чем в два раза превышают изменчивость между полубратьями и полусестрами, то мы вправе сделать вывод, что доминирование и материнское влияние, по-видимому, незначительны.

Рассмотрим два других метода обработки данных о группах родственников. Один из них — это комбинированный анализ данных вначале между группами полусестер и полубратьев, а затем между полными братьями и сестрами внутри полубратьев и полусестер или, другими словами, между отцами, а затем между матерями внутри отцов. Ожидаемое значение для отца будет $\frac{1}{4}\sigma_g^2$, а значение для различий между матерями — $\frac{1}{4}\sigma_g^2 + \frac{1}{4}\sigma_d^2$; тогда доминирование и материнские влияния будут выражены у матерей большим числом, чем у отца.

Вторая форма анализа состоит в серии диаллельных спариваний, которая охватывает все возможные типы подбора между одной группой отцов и одной группой матерей. Такой анализ проводится не часто, известен лишь один случай серии диаллельного спаривания у птиц (Хейзел и Ламорё, 1947). Генетическая дисперсия между группами делится на дисперсию между отцами и между матерями (предполагается, что обе они равны $\frac{1}{4}\sigma_g^2$), а также на взаимодействие между ними — меру, которой определяются различия между отцами, обусловленные матерями. Эти различия почти полностью зависят от доминирования.

III. Анализ однояйцевых близнецов. Исследование однояйцевых близнецов возможно только у крупного рогатого скота. В области изучения близнецов большая работа была проделана в Швеции, Новой Зеландии и Великобритании (Хэнкок, 1954). Изменчивость между парами близнецов складывается, естественно, как из общей, генетически обусловленной изменчивости, так из изменчивости, определяемой материнскими влияниями, одинаковым возрастом и т. д. С другой стороны, исследования однояйцевых близнецов ценны тем, что дают, пожалуй, наибольшую точность в определении соотношения доли наследственной и ненаследственной изменчивости. При изучении близнецов крупного рогатого скота бросается в глаза своеобразная особенность, заключающаяся в том, что коэффициенты наследуемости молочной продуктивности идентичных близнецов гораздо выше, чем те, которые вычислены из корреляции полусестер или корреляции мать — дочь. Причина этого не совсем выяснена, но автору кажется, что использование для этих целей метода идентичных близнецов в силу очень многих специфических факторов не дает возможности сделать данный метод пригодным для практики.

Использование повторных оценок — повторяемость одного и того же признака

Еще один метод определения генетических различий между животными основан не на сходстве между родственниками, а на совпадении двух, полученных от одного и того же животного, показателей. Корреляция между обоими показателями даст величину компонентов общей дисперсии, единой для них обоих. Эта общая дисперсия складывается из части, обусловленной генетически, и части, обусловленной внешней средой. Если мы примем, что генетическая доля изменчивости для обоих показателей абсолютно одинакова, тогда этот метод даст нам наивысший из возможных коэффициентов наследуемости, применительно к отдельному показателю. В отдельных случаях, например, для такого признака, как длина обеих передних конечностей, повторяемость будет, по-видимому, настолько велика, что прикладное значение этого показателя окажется весьма ограниченным. В тех случаях, когда повторяемость низка, она может указывать также на низкую наследуемость признака.

Формально есть два пути для ее вычисления, являющиеся по существу двумя различными способами применения одного и того же метода. Один из них состоит в том, что повторяемость двух показателей может быть выражена в виде корреляции между ними. Если мы имеем, например, совокупность данных о четырех первых лактациях у коров, то обрабатываем их методом дисперсионного анализа, а результат выражаем в процентах общей дисперсии между коровами (см. Иоганссон и Ханссон, 1940).

Большое преимущество этого метода состоит в том, что он может применяться к анализу материала, где нет необходимости знать степень родства. Он позволяет определить наивысший из возможных коэффициент наследуемости, что очень важно в том случае, если признак обладает низкой наследуемостью, например наследуемость величины помета у свиней (Лаш и Моллн, 1942). Этот метод позволяет также учесть роль в селекционном эффекте возрастного фактора (в отличие от генетического), показывая, какова будет степень повторяемости превосходства по признаку, на который шел отбор в раннем возрасте животного.

Количественная изменчивость в инбредных популяциях

Выше мы говорили, что следствием инбридинга является снижение гетерозиготности и возрастание изменчивости частоты генов между инбредными линиями. По отношению к количественной изменчивости это справедливо для высоких, но, по-видимому, не для умеренных степеней инбридинга. Точно рассчитать степень снижения гетерозиготности можно лишь для тех локусов, которые являются полностью аддитивными. Здесь мы можем показать, что общая генетически обусловленная дисперсия возрастает на $1 + F$ часть дисперсии, дисперсия, определяемая изменчивостью между линиями, — на $2F$, а та часть, что зависит от изменчивости внутри линий, уменьшается на $1 - F$. Изменчивость, обусловленная редкими рецессивными генами, ведет, однако, к увеличению генетически обусловленной дисперсии внутри линий до $F \approx 0,50$. Приведенные выше факторы были использованы нами как поправки на коэффициент наследуемости, вычисленный для линий, чтобы сравнить их с исходной популяцией. Однако, если природа действия генов неизвестна, ценность этого метода сомнительна.

Возрастание изменчивости между линиями приводит к тому, что каждая из них вскоре приобретает совершенно определенный, присущий ей тип, отличающий ее от других линий. Различия между линиями могут проявляться в признаках, генетическая обусловленность которых не была известна. Райт, например, описывает определенный рисунок волосяного покрова и оттенки окраски индуктных линий исследованных им морских свинок. Но уменьшение генетической изменчивости внутри линий не означает, что они фенотипически однородны. И действительно, за последнее время появилось много указаний на то, что инбредные животные значительно более чувствительны к изменениям условий внешней среды, чем неинбредные, и поэтому обнаруживают большую дисперсию, определяемую внешней средой (см., например, Лернер, 1954). Повышение гомозиготности, разумеется, влечет за собой понижение жизнеспособности, а имеющиеся данные, полученные на многих организмах, убеждают нас в том, что представление о безупречных однородных индуктированных животных — это фантазия.

Корреляция между различными признаками

Наподобие того как изменчивость одного признака может быть разделена на часть, обусловленную генетически, и часть, определяемую условиями среды, ковариацию между двумя любыми признаками мы также

можем разделить на наблюдаемую фенотипическую корреляцию между ними (с относящимися сюда коэффициентами регрессии, показывающими, в какой степени среднее значение одного признака зависит от другого) и генетическую корреляцию (с относящимися сюда коэффициентами регрессии, показывающими, в какой степени селекция по одному признаку изменяет другой). Эти обе корреляции не одинаковы, и для того чтобы можно было предсказать совокупное изменение признаков, по которым велась селекция, мы должны вычислить генетическую корреляцию между ними.

Разумеется, каждая серия данных, по которым можно вычислить коэффициент наследуемости обоих признаков, может быть также использована для определения генетической корреляции между ними. Рассмотрим вкратце методы определения некоторых корреляций:

1) Корреляция дочь — мать. Выше было показано, что корреляция дочь — мать для одного и того же признака равна

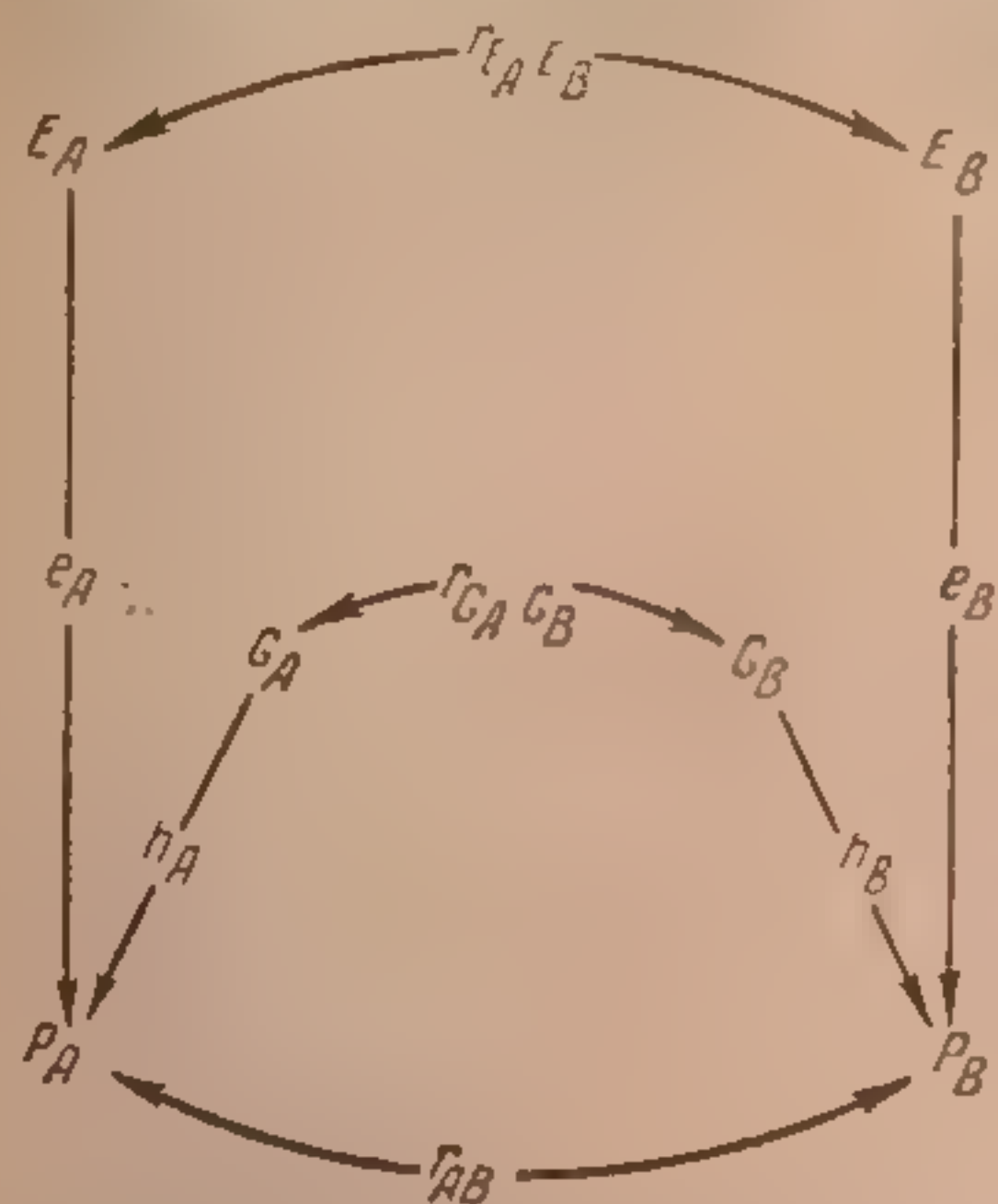


Рис. 32. Корреляция между двумя признаками (A и B) у одних и тех же особей, полученная по методу путевого анализа Райта (E — среда, G — генотип). Общая корреляция, полученная путем суммирования путевых коэффициентов, в которых объединены фенотипы признаков (P_A и P_B), равна $r_{AB} = e_A r_{E_A E_B} e_B + h_A r_{G_A G_B} h_B$, где $r_{E_A E_B}$ — корреляция, обусловленная средой, а $r_{G_A G_B}$ (в тексте r_G) — генетически обусловленная корреляция (по Лернеру [52]).

$\frac{1}{2} h_A^2$. Подобным образом можно показать, что корреляция «крест-накрест» между признаком A дочери и признаком B матери равна $h_A h_B r_G$, где r_G означает генетическую корреляцию. Тогда ее можно вычислить как

$$r_G = \frac{\frac{1}{2} (r_{AB} + r_{BA})}{\sqrt{r_{AA} \cdot r_{BB}}},$$

где первый индекс (A) — показатель матери, а второй (B) — показатель дочери (Хейзел, 1945). Пример использования этой методики дали Робертсон, Уэйт и Уайт (1956) при определении корреляции между отдельными составными частями молока:

Подобным образом мы можем подойти к вычислению эффективности селекции по коррелирующим признакам. Генетическая регрессия B на A дана в формуле:

$$b_{G.BA} = r_G \frac{\sigma_{GB}}{\sigma_{GA}} = r_G \frac{h_B \sigma_{TB}}{h_A \sigma_{TA}}.$$

Теперь селекция только по A вызовет в A генетическое изменение, пропорциональное $h_A^2 \sigma_{TA}$, часть которого, равная генетической регрессии, появится и в B. Это изменение пропорционально $r_G h_A h_B \sigma_{TA}$. Если оба коэффициента наследуемости известны, то мы можем вычислить генетическую корреляцию. Надо отметить, что действие селекции могло бы быть равным $h_B^2 \sigma_{TA}$, если бы та же интенсивность селекции применялась непосредственно к признаку B. Таким образом, совокупное изменение было бы больше, чем прямое, если бы $h_A r_G$ было больше h_B (рис. 32).

Перейдя, наконец, к оценке дисперсий, мы определим аддитивную генетическую дисперсию у полубратов и полусестер по одному признаку, исходя из доли дисперсий, обусловленной изменчивостью между группами потомков. Подобным образом можно вычислить генетические компоненты ковариации по анализу ковариации между группами, чтобы определить влияние отцовского компонента. Тогда генетическую корреляцию можно вычис-

литель из доли дисперсии и ковариации между отцами. Следует обратить внимание на то обстоятельство, что эта корреляция не есть корреляцией между средними показателями групп потомков отца, а выведена из долей дисперсии и ковариации между отцами (см. Бейкер, Хейзел и Рейнмюллер, 1943).

Надо отметить, что точно определить генетическую корреляцию гораздо труднее, чем наследуемость. При анализе корреляции дочь — мать стандартная ошибка наследуемости грубо равна $\frac{2}{\sqrt{n}}$, тогда как стандартная

ошибка генетической корреляции между признаками A и B равна $\frac{\sqrt{2}}{h_A h_B \sqrt{n}}$.

Для метода полубратьев и полусестер нет точных формул, хотя для N очень больших групп (N) стандартная ошибка коэффициента наследуемости грубо равна $h^2 \sqrt{\frac{2}{N}}$, где N — число групп; стандартная ошибка для генетиче-

ской корреляции составляет $\frac{1}{\sqrt{N}}$. В обоих случаях, следовательно, отношение стандартной ошибки коэффициентов наследуемости отдельных признаков к стандартной ошибке генетической корреляции между этими признаками равно $\frac{1}{2} h_A h_B$. Поэтому определить более или менее точно те же генетические корреляции между признаками с низкой наследуемостью затруднительно. Главная ценность определения генетической корреляции в том, что с ее помощью можно предсказать, в какой мере произойдет изменение вторичных признаков, если селекция ведется в направлении первичных признаков. С этим мы встретились в вопросах, важных с точки зрения практики разведения, например при селекции на энергию роста у свиней и в вопросах о составе молока. На основе расчета генетических корреляций польско-китайских свиней Дикерсон (1947) пришел к выводу, что селекция на энергию роста приведет к получению более сального типа. Этот вывод оспаривается Фредином и Джонсоном (1958), которые изучали генетические корреляции у датского ландраса. Оба автора нашли отрицательную корреляцию ($r = -0,18$) между суточным привесом и толщиной спинного сала. Генетическая корреляция между содержанием жира в молоке и обезжиренным сухим остатком также имеет практическое значение. В странах с производством цельного молока для непосредственного потребления процент жира с точки зрения питательности имеет лишь ограниченное значение, тогда как содержанию белка уделяют большое внимание. Определить процент жира в молоке у большого числа коров довольно просто, но исследование содержания в нем белка или сухого обезжиренного остатка связано с большими расходами. Возникает вопрос, является ли характер генетической корреляции между жиром и белком таким, что селекция на содержание жира может повысить содержание белка? По Робертсону и др. (1956), эта корреляция равна 0,48. Отсюда следует, что для сохранения константного содержания белка специальных анализов, по-видимому, не требуется.

В итоге оказалось, что фенотипические и генотипические корреляции между разными признаками одинаковы, за одним исключением. Иоганссон и Коркман (1950) нашли у свиней положительную фенотипическую корреляцию между толщиной спинного и брюшного сала ($r = +0,21$); но для полных братьев и сестер, не принадлежавших к одному и тому же помету, они нашли отрицательную генетическую корреляцию $r = -0,45$.

В птицеводстве, где инкубация строго ограничена определенным сезоном, при селекции на яйценоскость мы имеем ограниченные данные о продуктивности кур к 12-месячному возрасту, поскольку полный продуктивный год кончается, когда им около 500 дней. Селекция по показателям продуктивности за неполный год приведет к тому, что интервал между поколениями уменьшится вдвое. Ценность этого метода зависит от генетической

корреляции между частичной и полной годовой продуктивностью, которая составляет около 0,82. Поэтому селекция на одну только яйценоскость будет довольно эффективной, если она основывается на учете частичной продуктивности семейств полных сестер. Подобные проблемы встречаются

и при ранней селекционной оценке крупного рогатого скота по молочной продуктивности за первые недели лактации.

Важную сторону понятия генетической корреляции дает Ф а л к о н е р (1952) при обсуждении проблемы селекции по одному и тому же показателю в двух контрастных фонах окружающей среды. Он рассматривал эту проблему как проблему двух различных измерений, которые нельзя провести у одной и той же особи. Тогда проблема действия отбора на улучшение какого-либо признака в одной среде оказывается в зависимости от генетической корреляции между признаками и от различий в коэффициентах наследуемости признаков в разных условиях.

Это та же проблема, что и взаимодействие генотипа и среды. Статистическое существование подобного взаимодействия означает, что разница между средними показателями одного признака в двух (или более) условиях окружающей среды будет для разных генотипов различной. Такое взаимодействие было бы возможно в том случае, если данная порода обладает особой приспособленностью к определенной среде.

Если мы имеем два типа условий внешней среды, то взаимодействие их с определенным генотипом можно отразить схематически (рис. 33). Для простоты примем, что в обоих случаях различия между генотипами одинаковы. В первом случае (рис. 33, I) разница в показателях средней продуктивности данного генотипа в условиях А и В полностью совпадает. Тогда мы

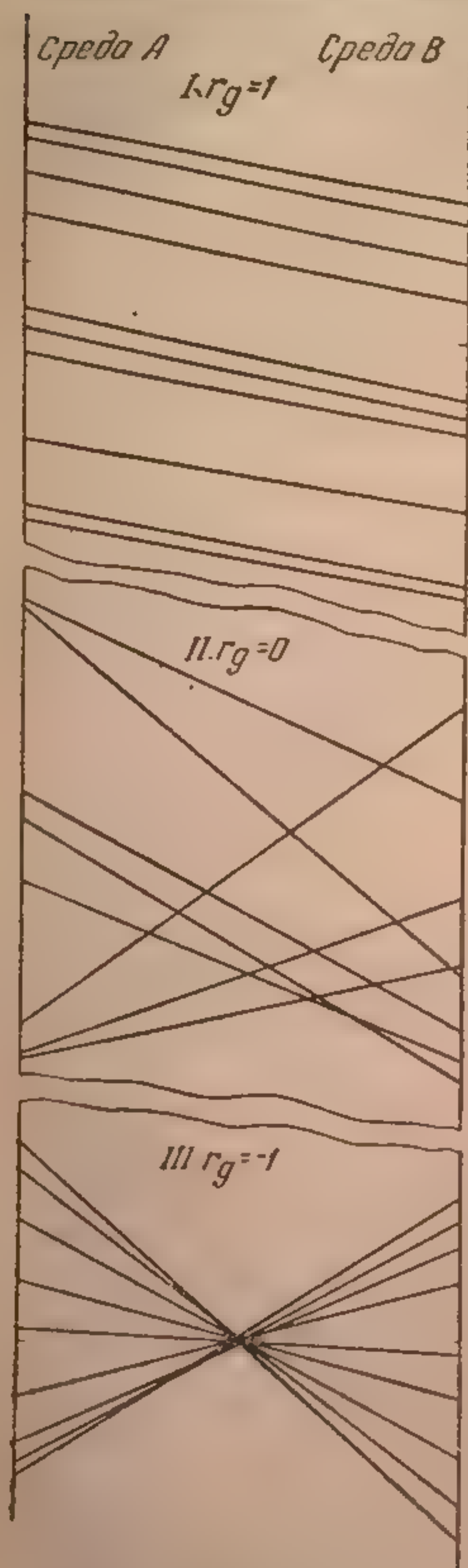


Рис. 33. Взаимодействие генотипа и среды (схема):

I — эффект взаимодействия отсутствует, ранговое распределение фенотипов и разность между ними остается одинаковой в среде А и В; II — умеренная степень взаимодействия между генотипом и средой — ранговое распределение фенотипов в среде В несколько иное, чем в среде А; III — высшая степень взаимодействия — распределение фенотипов в А и В совершенно противоположное.

должны были бы сказать, что генетическая корреляция равна единице или, по другой терминологии, что никакого взаимодействия между генотипом и средой здесь нет. Используя показатели генетической изменчивости в условиях А и В и обозначив среднее обоих ($a + b$), получим:

$$\sigma_{G_a}^2 = \sigma_{G_b}^2 = \sigma_{G_{(a+b)}}^2$$

Во втором случае (рис. 33, II) по показателям продуктивности животного в одних условиях внешней среды нельзя предсказать уровень продуктивности его в других условиях. Генетическая корреляция равна нулю, и взаимодействие «генотип — среда» существует. Тогда

$$\sigma_{G_a}^2 = \sigma_{G_b}^2 = 2[\sigma_{G_{(a+b)}}^2]$$

Третий случай (рис. 33, III) — это крайнее положение, когда ранговое расположение генотипов в условиях *A* и *B* совершенно противоположное. Тогда генетическая корреляция будет отрицательной (-1) и $\sigma^2_{G(a+b)}$ равна нулю.

Если изменчивость условий в *A* и *B* неодинакова, то полное совпадение рангового распределения генотипов в обеих средах означает, что различия между парами в той и другой среде неодинаковы. Статистически будет выявлено взаимодействие «генотип — среда», но практически это не имеет никакого значения. Отсюда следует, что определение генетической корреляции между показателем, измеренным в двух средах, точнее, чем определение взаимодействия между генотипом и окружающей средой.

Методы анализа будут в точности такими же, как и при определении генетической корреляции между двумя признаками. В литературе упоминается лишь немного примеров. Для определения влияния трех уровней кормления на молочность крупного рогатого скота Хэнкок (1953) использовал одноплодных близнецов. Он обнаружил, что последовательность распределения близнецов при различных условиях была очень сходной, хотя его данные и не были выражены как генетические корреляции. Робертсон и Мейсон (1956), использовавшие данные датских станций искусственного осеменения и учета молочной продуктивности, вычислили генетические корреляции между продуктивностью при различных уровнях содержания, причем группы потомков от различных быков были распределены по средней продуктивности стада. Генетические корреляции между продуктивностью, проявленной при различных уровнях содержания, существенно отличались от единицы.

Существует ли не существует взаимодействие «генотип — среда» — вопрос, который трудно обобщить. Наличие значительного взаимодействия тем вероятнее, чем больше изменчивость генотипов и чем более различаются окружающие условия. Незначительное взаимодействие между генотипом и уровнем кормления крупного рогатого скота внутри одной породы и в одной стране было установлено в приведенных выше примерах. Но если различия по генотипу и температуре окружающей среды увеличить, включив сюда, например, породу сахивал и температурные условия порядка $+38^\circ$, то взаимодействие «генотип — среда» было бы весьма значительным.

Сюда же относится проблема селекции в одной окружающей среде в целях улучшения животных, разводимых в другой среде. Это часто спорно в отношении неудовлетворительных условий кормления и содержания животных, когда воздействие человека на эти условия крайне незначительно и генетические различия проявляются незаметно. Как уже указывалось в отношении двух признаков, индивидуальная селекция в среде *B* ведет к лучшим результатам в среде *A*, чем селекция в среде *A*, если $h_{B/G} > h_A$.

Таким образом, есть смысл проводить селекцию в среде *B* только в том случае, если генетическая корреляция между признаком в двух средах высока и если наследуемость в среде *B* выше, чем в *A*. В упомянутом выше исследовании, проведенном на крупном рогатом скоте, было обнаружено, что наследуемость молочности в тех стадах, где условия содержания лучше, характеризуется более высокими показателями и что генетическая корреляция с продуктивностью низкопродуктивных стад приближалась к 1. Поэтому при испытании потомства быков следовало бы сконцентрировать внимание на стадах с высокой продуктивностью. Однако за неимением противоположных доказательств считают, что селекцию следует проводить в тех условиях внешней среды, где желательно достигнуть улучшения.

В заключение следует упомянуть о селекционных индексах Ф. Смита (1937) и Хейзла (1947), которыми определяется относительная ценность отдельных признаков и которые применяются для того, чтобы на их основе создать наиболее эффективное сочетание желательных признаков. Расчет этих индексов основан, очевидно, на показателях наследуемости и корреляциях соответствующих признаков. С методами вычисления читатель может ознакомиться в оригинальных работах.

В деталях вычисления селекционного индекса несколько сложны. С одной стороны, они касаются признака (или сочетания признаков), который стремятся улучшить, и это может иметь определенное хозяйственное значение. С другой стороны, мы имеем целый ряд показателей, касающихся самой особи. Тогда мы сможем получить селекционный индекс, связав между собой показатели, наиболее полно отражающие племенную ценность животного.

Укажем на некоторые особенности селекционного индекса. Предположим, что общая пользовательная ценность особи складывается из нескольких независимых компонентов. Эти отдельные компоненты могут обладать различной наследуемостью, что мы, конечно, должны были учесть при селекции. Это делает за нас селекционный индекс, так как в нем, например, не будет отражена одна из составных частей, о которой известно, что она полностью обусловлена факторами внешней среды. Подобно этому может случиться, что какой-либо признак, обладающий лишь незначительной пользовательной ценностью, может быть использован в качестве показателя племенной ценности другого признака. Тогда переоценка типа крупного рогатого скота будет в какой-то мере оправдана. В пользу последнего говорит то, что тип имеет более высокую наследуемость, чем хозяйственно полезные признаки коровы, и высокую генетическую корреляцию с ними. Можно почти с уверенностью сказать, что это не относится к молочности, и, по нашему мнению, единственным логическим оправданием такого внимания к типу может служить то обстоятельство, что при селекции на продолжительность жизни, имеющей низкую наследуемость, оценка типа окажется полезной. Но это еще следует доказать.

С другой стороны, мы можем иметь показатель, обладающий низкой наследуемостью и сильной негенетической корреляцией с желательными признаками. Тогда этот критерий можно использовать как показатель влияния на животное окружающей среды и приписать ему отрицательное значение при составлении селекционного индекса. Именно это мы и делаем, вводя поправку на возраст при оценке молочности коровы. Хорошие убойные качества свиней являются желательным признаком. Однако этот признак обладает такой высокой негенетической корреляцией с энергией роста, что в селекционном индексе он появляется с отрицательным знаком, между тем как его используют в качестве показателя влияния окружающей среды. Несмотря на это, селекция на основе убойных качеств повысила бы рыночную стоимость, именно вследствие слабой положительной генетической корреляции с энергией роста.

Применение селекционного индекса отличается тем значительным недостатком, что он зависит от способа практикуемой селекции. Так как селекция по семьям или испытание по потомству изменяет эффективную наследуемость различных показателей, то она изменяет и селекционный индекс. Наибольшее значение такой индекс имеет при индивидуальной селекции и наименьшее — при испытании больших групп потомков от отцов, племенная ценность которых точно определена. Селекционные индексы вычислены и применяются, например, в свиноводстве (Хейзел), овцеводстве (Морли) и разведении бройлерных цыплят (Лернер). Но они не заменяют собой программы селекции, а являются лишь одним из путей достижения небольшого дополнительного прогресса на основе уже достигнутого.

ЛИТЕРАТУРА

- Baker M. L., Hazel L. N., Reinmiller C. F., The relative importance of heredity and environment in the growth of pigs at different ages, *J. Anim. Sci.*, 2, 3—13, 1943.
Berge S., Genetical researches on the number of vertebrae in the pig., *J. Anim. Sci.*, 7, 233—238, 1948.
Cockerham C. C., An extension of the concept of partitioning hereditary variance for analysis of covariances among relatives when epistasis is present, *Genetics*, 39, 859—882, 1954.

- Dickerson G. E., Composition of hog carcasses as influenced by heritable differences in rate and economy of gain, *Iowa Agr. Exper. Sta. Res. Bull.*, 354, 1947.
- Fairfield Smith H., A discriminant function for plant selection, *Ann. Eugen.*, 7, 240—250, 1936.
- Falconer D. S., The problem of environment and selection, *Amer. Nat.*, 86, 293—298, 1952.
- Fredeen H. T., Jonsson P., *Zeitschr. f. Tierzüchtung u. Züchtungsbiologie*, 1958.
- Hancock J., The relative importance of inheritance and environment in milk production by dairy cattle, *N. Z. J. Sci. Technology*, A35, 67—92, 1953.
- Hancock J., Monozygotic twins in cattle, *Adv. Genetics*, 6, 141—181, 1954.
- Hazel L. N., The genetic basis for constructing selection indices, *Genetics*, 28, 476—490, 1947.
- Hazel L. N., Lamoreux W. F., Heritability, maternal effects and nicking in relation to sexual maturity and body weight in White Leghorns, *Poult. Sci.*, 26, 508—514, 1947.
- Johansson J., Hansson A., Causes of variation in milk and butterfat yield of dairy cows. *K. Landbruck. Akad. Handl.*, 29, Nr. 61/2, 1940.
- Johansson I., Korkman N., A study of the variation in production traits of bacon pigs, *Acta Agr. Scandinavica*, 1, 62—69, 1950.
- Lush J. L., Molln A. E., Littersize and weight as permanent characteristics of sows, *U. S. D. A. Tech. Bull.*, 836, 1942.
- McPhee H. C., Wright S., Mendelian analysis of the pure breeds of livestock the Shorthorns, *J. Hered.*, 27, 61, 1925.
- Neimann-Sørensen E., Blood groups and breed structure as exemplified by three Danish breeds, *Acta Agric. Scand.*, 6, 115—137, 1956.
- Rendel J. M., White heifer disease in a herd of Dairy Shorthorns, *J. Genet.*, 51, 89—94, 1952.
- Robertson A., Waite R., White J. C. D., Variations in the chemical composition of milk with particular reference to the solids-not fat. II. The effect of heredity, *J. Dairy Res.*, 23, 82—91, 1956.
- Robertson A., Mason I. L., The progeny testing of dairy bulls, a comparison of special station and field results, *J. Agric. Sci.*, 47, 367—375, 1956.
- Wright S., Systems of mating. II. The effects of inbreeding on the genetic composition of a population, *Genetics*, 6, 124—143, 1921.
- Wright S., Correlation and causation, *J. Agr. Research*, 20, 557—585, 1921 a.

НАСЛЕДОВАНИЕ РАЗЛИЧНЫХ ПРИЗНАКОВ У ДОМАШНИХ ЖИВОТНЫХ

ГЛАВА ЧЕТВЕРТАЯ

Масть и отметины

Доц. д-р И. Рендель

*Институт генетики домашних животных Королевской
высшей сельскохозяйственной школы Швеции, Уппсала*

Почти ни один из других внешних признаков домашних животных не привлекал к себе такого интереса животноводов, как масть и отметины. Поэтому не удивительно, что масть получила значение породного признака и при характеристике большинства пород домашних животных к типу окраски предъявляются определенные требования. У крупного рогатого скота и лошадей масть никакого хозяйственного значения не имеет. Правда, у пушных зверей, прежде всего у норки, тип окраски имеет большое значение, так как цена шкурки в значительной мере зависит от того, в какой мере ее окраска отвечает требованиям моды.

Изучение наследования типа окраски у домашних животных началось довольно давно. Уже в 1902 г., то есть через 2 года после вторичного открытия законов Менделя, англичанину Бэтсону удалось выяснить наследование так называемой доминирующей белой окраски у кур. Вслед за этим проводились исследования и на других видах домашних животных. Особенно тщательно они были проведены на курах и кроликах, а также на лабораторных животных (морских свинках и мышах). На крупных животных эти исследования невозможно было провести в широких масштабах по чисто практическим соображениям. Однако в общем и целом наследование окраски было изучено и у этих животных.

Некоторые близкосопадающие типы окраски, такие, как агути (дикая окраска) или альбинос, у большинства видов животных наследуются одинаковым образом. Чтобы акцентировать это совпадение, обусловленное, по-видимому, сходством химических процессов, протекающих у различных видов животных, Райт (1917—1918) пытался применить в генетике окраски единую систему генетических символов. Он исходил из символики, применявшейся при исследованиях генетики окраски у грызунов. Со времени опубликования работ Райта было проведено много исследований по генетике окраски на большинстве видов животных. Что же касается крупных домашних животных, то здесь нередко изучали различные типы окраски, не пытаясь связать их с подобными типами окраски у других видов животных. Это послужило причиной известной путаницы в генетических символах. На основе работ Райта и более поздних исследований, проведенных на грызунах, мы попытаемся унифицировать генетическую номенклатуру для отдельных домашних животных. Применительно к домашней птице уже соз-

знаков
дана единая терминология (Х а т т [39]), которая во многих отношениях отличается от терминологии, применяющейся у млекопитающих. По целому ряду причин мы отказались здесь от попытки свести эти системы воедино.

1. Пигмент

Пигмент кожи и волос млекопитающих состоит из меланина. Кроме этого типа пигмента, птицы имеют еще и желтый кристаллический пигмент к с а н т о ф и л л, который образуется у большинства высших растений, но не синтезируется в организме высших животных. Этот пигмент птица получает с кормом, причем у неяйцекладущих особей он накапливается или просто в крови и жире, или, у определенных генотипов, еще и в коже. Согласно исследованиям Б а р р о у, ксантофилл встречается главным образом в обоих слоях эпидермиса — *stratum corneum* и *stratum germinativum* — и в известном количестве — в дермальном слое. Ксантофилл всегда встречается в форме мелких гранул.

Как у птиц, так и у млекопитающих различают два типа меланина — э у м е л а н и н и ф е о м е л а н и н. Последний имеет вид круглых, почти равных по величине желтых зернышек, тогда как зернышки эумеланина имеют черную или коричневую окраску. Так как химический состав различных типов меланина не удалось полностью выяснить, в основу классификации этих типов, кроме формы и окраски зерен, положена степень растворимости.

Появление меланина в эпидермисе и в волосяных фолликулах животных не обусловлено определенным возрастом. По исследованиям Р и д а и С а н д е р с а, у поворожденных мышей пигмент отсутствует. У морских свинок, напротив, меланин встречается в волосяных фолликулах уже за неделю до рождения.

По-видимому, меланины возникают при ферментативном окислении неокрашенного основного вещества 3, 4-диоксифенилаланина. Плазма клеток, находящихся на стадии образования пигмента, быстро реагирует с 3, 4-диоксифенилаланином и приобретает черную окраску, но в реакцию с т и р о з и н о м не вступает. Предполагают, однако, что при естественном образовании пигмента присутствует тирозин, выступающий в качестве основного вещества в начале этого процесса и что это соединение переходит в 3, 4-диоксифенилаланин под действием фермента тирозиназы. Этот процесс происходит затем не в коже, а в других тканях тела.

Опыты по трансплантации у млекопитающих и птиц свидетельствуют об автономии характера пигмента и особенностей окраски (например, Р и д, 1938). Образование пигмента происходит непрерывно в течение всей жизни, но тип пигмента волоса определяется уже в утробном периоде развития. То, что тип пигмента определяется локально, то есть хромосомами клеточного ядра соответствующей клетки или соответствующего сегмента кожи, доказывается также соматическими мутациями, часть из которых затрагивала ткань гонад; это позволило показать генетическую природу изменений. Следовательно, на образование пигмента в плазме меланобластов непосредственно влияют хромосомы соответствующей клетки. Кроме того, Р а й т обнаружил, что гранулы меланина образуются в непосредственной близости от оболочки клетки. Таким образом, при изучении физиологических свойств генов процесс образования пигмента представляет собой удобный объект для исследования, так как в этом случае цепь между геном и конечным продуктом необычно коротка. По-видимому, гены вырабатывают ферменты, которые диффундируют через ядерную оболочку и оказывают каталитическое действие на химические процессы, протекающие в хромогене плазмы.

Количественное определение содержания меланина в волосе осложняется химической неактивностью меланина и тем обстоятельством, что кератин и меланин волоса в большинстве случаев одинаково реагируют с химиче-

скими растворителями. Несмотря на это, было проведено много исследований, давших интересные результаты. Однако количественное определение пигмента в волосяном покрове мышей и морских свинок, относящихся к различным генотипам, не дает полного представления о физиологических различиях между генотипами. Чтобы лучше уяснить себе эту важную взаимосвязь, было определено содержание в коже такого фермента, который, как предполагалось, мог участвовать в образовании меланина.

Как мы уже упоминали, в пигментированной коже грызунов нашли фермент, который обладает способностью окислять 3, 4-диоксифенилаланин до меланиноподобных веществ. Этот фермент носит название диоксифенилаланиноксидазы. Многочисленными исследованиями (см. Л. Р. Рассел и У. Л. Рассел, 1948) было показано, что в экстрактах или срезах белых сегментов кожи у пегих животных активность этого фермента не обнаружена, тогда как на пигментированных участках она обнаруживается. Реакции 3, 4-диоксифенилаланина всегда приводят к образованию черного или черно-серого пигмента. Поэтому следовало бы ожидать известной корреляции между интенсивностью реакций 3, 4-диоксифенилаланина и влиянием различных генотипов на интенсивность черного пигмента. Это предположение не подтвердилось. Зато, по-видимому, должна существовать связь между реакцией 3, 4-диоксифенилаланина и концентрацией желтого пигмента.

На ферментативную реакцию в коже очевидно влияет температура. Так, у гималайского кролика почти все туловище покрыто белым волосом, за исключением некоторых периферических частей тела, как уши, лапы и кончик хвоста, где имеется пигментированный волос. Согласно исследованиям Денила, развитие черной окраски усиливается при низкой температуре. Следовательно, низкие температуры влияют, по-видимому, на ферментативную систему, регулирующую образование черного пигмента (см. рис. 26).

Вопрос о том, имеет ли весь меланин зернистую структуру, а желтый пигмент — диффузную, неоднократно дискутировался. Более ранние исследователи предполагали, что желтый пигмент встречается только в растворенном виде, а черный — в виде гранул различной величины. В более поздних исследованиях целого ряда авторов, таких, как Айнсел, Данн, Рассел и Шеклфорд, диффузный желтый пигмент не найден ни у мышей и морских свинок, ни у норок. Поэтому можно предположить, что меланин всегда встречается в виде гранул, а нахождение диффузного пигмента, о котором упоминается в более ранних исследованиях, объясняется несовершенной техникой.

Прежде чем приступить к более подробному обсуждению вопроса о распределении пигментных зерен в волосе, остановимся вкратце на строении волоса. Наружный слой волоса — кутикула — состоит из одного ряда чрезвычайно тонких клеток, располагающихся наподобие черепицы. Пигмента в этом слое нет. Следующий, корковый, слой состоит из ороговевших клеток, которые у окрашенных особей в зависимости от их генотипа могут иметь или не иметь пигмент. Центральная часть волоса называется сердцевинной или мозговым слоем и состоит из бессистемно расположенных клеток, между которыми находятся промежутки, заполненные воздухом. В основании волоса и в его вершине сердцевинный нет. Тонкий подшерсток также не содержит сердцевинки. Кутикула и корковый слой тянутся вдоль всего волоса.

Любое изменение или нарушение пигментообразующей деятельности фолликула во время развития волоса находит свое выражение в распределении и типе пигмента на различных участках волоса. Некоторые исследователи, как Э. С. Рассел и Шеклфорд, воспользовались этим обстоятельством и изучали количество и тип пигмента на различных участках продольной оси волоса. Э. С. Рассел изучал количество зерен пигмента не менее чем у 36 различных генотипов мыши. Однако зависимость между генотипом и числом зерен пигмента оказалась чрезвычайно сложной, поэтому рассматривать ее здесь подробно мы не намерены. У сильнопигментированных

животных пигментные гранулы распределялись в клетках равномерно, тогда как у промежуточных типов наблюдалась тенденция к скоплению их в дистальном конце клетки. У слабоокрашенных типов это дистальное распределение было выражено особенно четко.

У мышей встречаются типы окраски с так называемым разбавленным пигментом. Такой тип окраски обусловлен одним рецессивным геном, который в гомозиготном состоянии приводит к образованию комков пигмента. В этой связи интересно упомянуть, что Денил обнаружил подобную комковатую структуру у венской голубой и других пород кроликов с разбавленным пигментом, а Шеклфорд показал, что сходные явления наблюдаются и у платиновой норки. Денил наблюдал спекание пигментных гранул у кроликов, содержащихся при низких температурах. Параллельно с изменением структуры пигмента мех приобретал более интенсивную серую окраску.

Исследования Рассела и Шеклфорда показали дальнейшее сходство между норкой и мышами в отношении величины и внешнего вида пигментных гранул. Пастельная норка, обладающая светло-коричневой окраской, имеет, так же как и мыши той же окраски, мелкие, коричневые, округлой формы пигментные зерна.

II. Наследование окраски у млекопитающих

Грызуны

Несмотря на то что морскую свинку никак нельзя причислить к домашним животным в собственном смысле этого слова, мы уделим относительно большое внимание генетике окраски этого животного, так как на морской свинке были проведены очень подробные исследования, данные которых важны для понимания генетики окраски и других млекопитающих.

Вообще для появления окраски необходимо присутствие доминантного гена *C* (от английского colour). Четыре мутанта, рецессивных по отношению к *C*, обуславливают различные степени редукции окраски. Ген *c^a* в гомозиготном состоянии обуславливает такой тип окраски, который почти не содержит пигмента. Особей такой расцветки называют альбиносами, хотя это не полный альбилизм. Другие аллели в этом генном локусе обуславливают типы окраски, которые по своей интенсивности занимают промежуточное положение между полностью пигментированным типом и альбинотическим. Все прочие гены, обуславливающие окраску, можно классифицировать по действию, которое они оказывают в присутствии гена *C* следующим образом:

- 1) гены, влияющие на дифференцировку окраски в одном и том же волосе;
- 2) гены, обуславливающие окраску пигментных гранул;
- 3) гены, влияющие на интенсивность окраски волоса и не влияющие на цвет пигмента как такового;
- 4) гены, обуславливающие распределение пигментированных и непигментированных волос или сегментов кожи.

К первой группе относится доминантный ген дикой окраски агутти, препятствующий развитию черного пигмента, в результате чего на спине образуются волосы, имеющие на своем протяжении зоны, окрашенные в желтый цвет. Окраска брюха также почти желтая, черный пигмент может появляться лишь у основания волос. Ген агутти обозначают буквой *A*. Его рецессивная аллель *a* допускает полное развитие черного пигмента. Ко второй группе относятся главным образом две группы аллелей. В одной из них доминантный ген обуславливает черную окраску и поэтому называется *B* (англ. black), а рецессивный ген *b* вызывает коричневую окраску. Вторая группа аллелей определяет дифференцировку на красно-желтый или черный (коричневый при *bb*) пигмент. Доминантный ген *E* (extension) дает черный пигмент, а рецессивный *e* — красно-желтый. Ген *e^p* (partial extension), рецессивный по отношению к *E*, но доминантный к *e*, дает смесь черных и красных волос, однако

окраска кожи у гомозиготных особей также будет черной или коричневой. В третью группу входят две группы генов ($F - f$, $P - p$), которые, взаимодействуя между собой и ранее названными группами аллелей, влияют на интенсивность окраски.

К четвертой группе относятся гены, обуславливающие распределение пигментированных и непигментированных волос. Рецессивный ген s обуславливает пегость, а его доминантная аллель S — сплошную окраску всего туловища. Ген S не является полно доминантным геном, так что некоторая пегость может встречаться и у особей Ss . Распространение и локализация белых пятен обусловлена генами, обладающими меньшим эффектом, а также причинами негенетического характера (например, полом животного и возрастом матери), главным образом нарушениями биологического развития. Таким образом, генотип морских свинок золотистый агути, которые имеют только доминантные гены во всех семи группах аллелей, можно обозначить формулой $ABCEFPs$. Однако в некоторых исследованиях по генетике окраски грызунов употребляются и другие символы. Из них следует упомянуть номенклатуру Коссвига (1925), которая нашла применение в значительном количестве литературы на немецком языке. Символы A , B , C , E , P и S Райта гомологичны символам G , C , A , B , E или S Коссвига.

Кролики. Наследование типов окраски у кроликов во многом совпадает с наследованием окраски у морской свинки. Уже в XVII в. были известны многие мутантные типы окраски у кроликов, хотя в то время еще ничего не знали о их наследовании. Генетическая природа этих обнаруженных позднее мутаций окраски была тщательно изучена. Альбиотическая серия окраски у кроликов по существу совпадает с альбиотической серией морских свинок. Однако у кролика имеется полный альбинизм (c) и, кроме того, три так называемые аллели шиншилла (Натсгейм [63]). Высшая по шкале доминантности аллель c^d дает темную шиншиллу, следующая, c^{chi} — обычную шиншиллу и, наконец, c^m — более светлую окраску, обычно называемую куньей. Ген гималайского типа окраски c^h обуславливает сильное ослабление окраски и концентрацию пигмента на ушах, конце морды и конечностях. Четыре типа окраски серии альбинос показаны на рисунке 34.

На интенсивность окраски влияет также другая пара генов, $D - d$, причем рецессивный ген обуславливает разбавление черного, коричневого, а также красно-желтого пигмента. Генетически черные животные, которые, кроме того, являются гомозиготными по dd , получают голубовато-серый оттенок, как, например, голубые венские кролики. Для них характерна, как уже упоминалось выше, комковатая структура пигмента.

Группа агути содержит 3 аллели — A , a' и a . Аллель a' у морской свинки отсутствует. Она обуславливает неоднородную окраску туловища — черная или коричневая спина со светлым брюшком. В серии E у некоторых кроликов встречается аллель E^D , о которой мы еще не упоминали и которая обуславливает черную окраску в гомозиготном состоянии и в присутствии гена агути. Как показывает символ гена, он относится к аллелям группы E и находится на самой высшей ступени шкалы доминантности. В гетерозиготном состоянии E^D не может полностью подавить гена агути и в результате получается темно-серый тип, который впервые был обнаружен у кроликов породы бельгийский великан (Натсгейм [63]).

У кроликов встречаются два генетически различных белых типа — альбинос и тип с голубыми глазами. Последний обусловлен рецессивным геном v . Кролики породы белый венский гомозиготны по этому гену.

Для некоторых пород кроликов характерна пегая окраска. По степени пегости различают два типа окраски: голландский, когда белые и черные пятна занимают относительно большую поверхность, и английский, где преобладает белая окраска с различным числом пигментированных пятен. Голландский тип окраски определяется рецессивными генами. Кастл [11] полагает, что изменчивость в развитии белой окраски при голландском

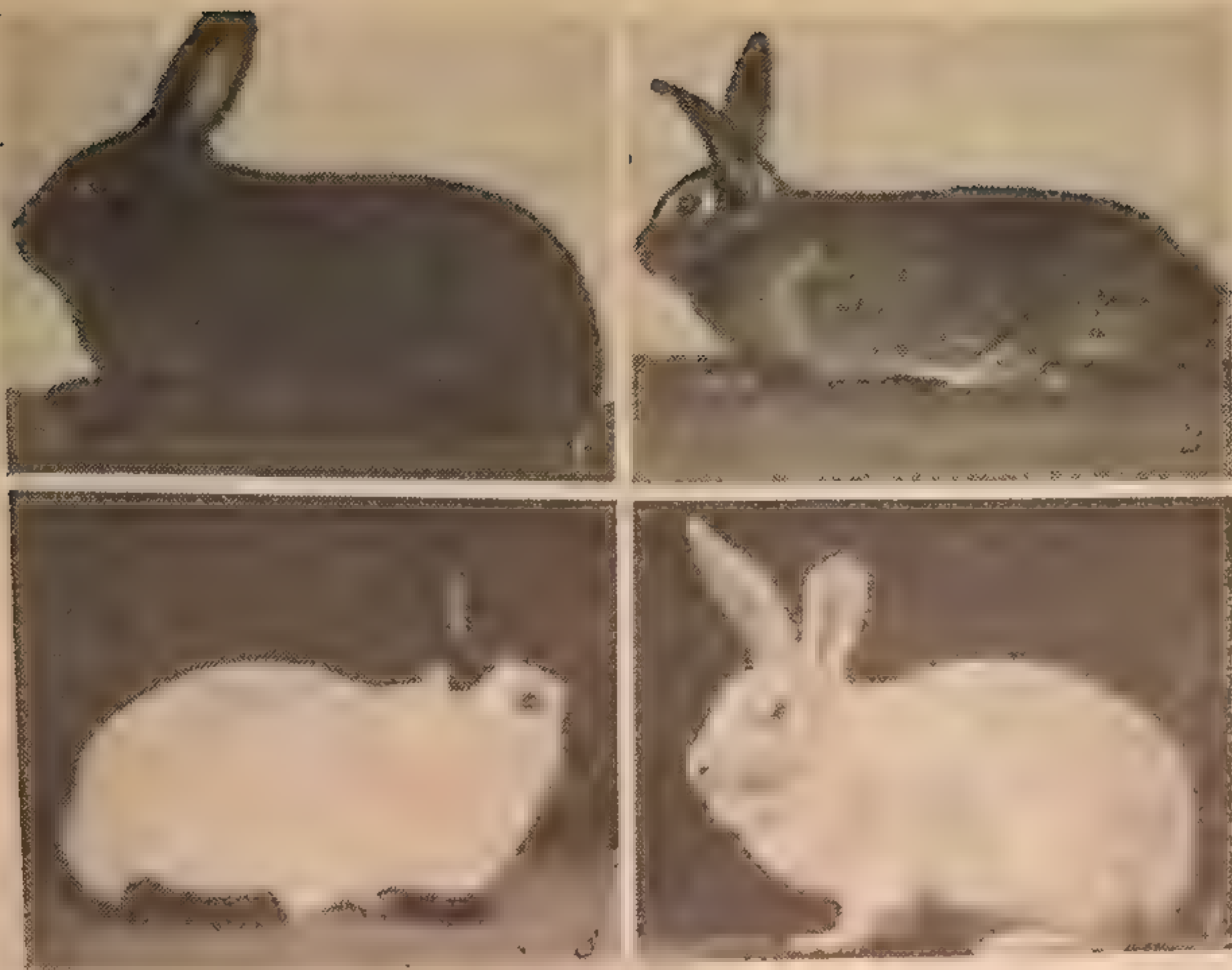


Рис. 34. Некоторые типы окраски у кроликов:
1 — сплошная черная $aa\,ss$; 2 — обычная шиншилла $aa\,h\,ch$; 3 — гималайский тип $aa\,ch\,ch$; 4 — альбинос ss . Животные гомозиготны по рецессивной аллели a гена окраски агутти (A).

типе рисунка можно объяснить наличием двух аллелей — du^w (белая голландская) и du^d (темная голландская). Н а х т с г е й м [63] придерживается мнения, что рисунок определяется многими рецессивными генами, которые он обозначает буквами s_1, s_2, s_3 и т. д. и которые, по-видимому, не являются аллелями по отношению друг к другу.

Некоторые из этих генов обуславливают только небольшое количество белых пятен, например отметину на лбу или белый кончик морды. По-видимому, соотношение здесь аналогично тому, которое встречается у морских свинок, где пегость обуславливается рецессивным геном s , а на развитие белой окраски влияет как целый ряд модифицирующих генов, так и условия среды и случайная изменчивость во время внутриутробного развития. Поэтому нет необходимости вводить такие сложные символы du^w и du^d , как это делает К а с т л, можно с успехом пользоваться обычным символом s , принятым для обозначения рецессивной пегости, хотя в этом случае мы имеем дело с обычным типом пегости.

Английский рисунок обуславливается одним полудоминантным геном, который К а с т л [11] обозначает символом En , а Н а х т с г е й м [63] K . В гомозиготном состоянии получается белый тип с небольшим числом пигментированных пятен. У гетерозиготных особей число черных пятен больше. Этому последнему типу на выставках отдается предпочтение. Однако на количество пигмента как у гомо-, так и у гетерозигот влияют модифицирующие гены.

На типах окраски собак мы подробно останавливаться не будем. Можно, однако, вкратце отметить, что тип рисунка у многих пород собак совпадает с типом рисунка английского кролика.

У многих пород кроликов между окрашенными волосами встречаются белые покровные волосы. Такой тип окраски называют серебристым. Он обусловлен доминантным геном, который обозначается по К а с т л у [11] символом Sl . Однако такие сложные обозначения очень громоздки, и в дальнейшем мы будем обозначать его буквой R (roan). Этот термин применяется для обозначения чалости у лошадей.

Лошадь

Так как в качестве породного признака масть играет у лошадей второстепенную роль, то при подборе пар ей довольно часто не придавали никакого значения. Такой подбор без учета окраски дал генетикам очень ценный материал для изучения типа ее наследования. Проводить в большом масштабе специальные спаривания непосредственно с целью изучения наследования окраски не было возможности из-за экономических соображений.

Лишь очень небольшое количество гистологических исследований пигмента было проведено на лошадях, но результаты их оказались настолько противоречивыми, что сделать какие-либо обобщения в этом отношении невозможно.

Дикая окраска

Лошадь Пржевальского, считающаяся последним представителем остатков дикой популяции лошадей, имеет саврасую или бурую масть, темную гриву и хвост и темный ремень вдоль спины (рис. 35). Р а й т (1917) и К а с т л (1954) считают, что эту окраску можно отождествить с окраской агуты у грызунов. Этот тип характеризуется не только ограниченным развитием черного пигмента в зонах отдельных волос, но и концентрацией его на голове, спине, хвосте и конечностях. Обычные типы окраски норвежской фиордовой лошади довольно близко совпадают с окраской лошади Пржевальского. Т а ф ф сообщает, что примерно 96% всех племенных норвежских фиордовых лошадей имеют буланую или серую окраску с концентрацией пигмента на определенных частях тела, наподобие того, как это наблюдается у диких лошадей (рис. 35). Но Т а ф ф у, этот тип окраски должен зависеть от доминантного гена, сходного с геном дикой окраски. Лошади генетически черные, но несущие этот ген, будут серыми с черным ремнем вдоль спины. На гриве и хвосте волосы в центре обычно более темные, а по бокам светлые. Буланая масть бывает двух типов. Более светлый тип отличается очень светлой желто-коричневой окраской туловища. Лошади с такой окраской несут, кроме гена буланости, доминантный ген разбавления окраски. Действие этого гена мы рассмотрим дальше в другой связи. Ген буланости может комбинироваться с геном рыжей окраски. Буланая масть встречается и у северной шведской лошади, но имеет там несколько иной тип.

Черная, коричневая и рыжая окраски

Авторы более ранних работ по изучению наследования различных типов окраски у лошадей считали установленным, что вороная, гнедая и рыжая масти обусловлены генами, относящимися к одной и той же группе аллелей. В е н т в о р с был, по-видимому, первым, кто выдвинул теорию, что вороная и рыжая масти обуславливаются аллелями, тогда как ген коричневой окраски наследуется независимо от них и препятствует развитию черной окраски. Однако ген коричневой окраски не влиял на окраску нечерных животных. Правильность предположений В е н т в о р с а вскоре подтвердилась многими работами, обзор которых был сделан Р а й т о м (1917). Р а й т предположил далее, что все лошади были гомозиготны по гену *E*, что означало бы, что у лошадей существует только два типа пигмента, а именно черный (*B*) и коричневый (*bb*), тождественный коричневому у грызунов. К а с т л (1954), напротив, полагал, что имеется два генетически различных типа лошадей с рыжей окраской — коричнево-рыжий с генотипом *bbE* и светло-рыжий гомозиготный *bbee*.

Р а й т (1917) указывал также, что коричневая окраска, равно как и дикая окраска лошади Пржевальского, характеризуется концентрацией черной окраски на некоторых периферийных частях туловища. Поэтому он считал, что в обоих случаях речь идет об одном и том же гене, но что саврасая

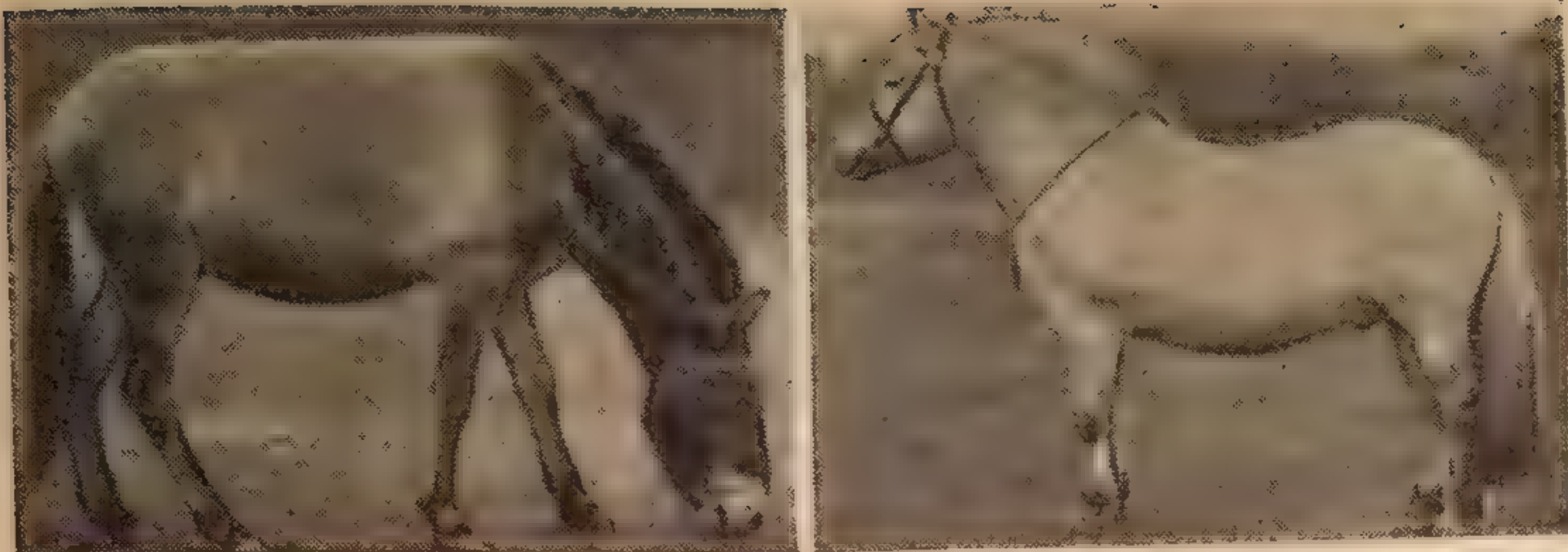


Рис. 35. Окраска лошади Пржевальского (слева) и норвежской фиордовой лошади светлого буланого типа (справа).

масть дикой лошади в процессе отбора вытеснялась бурой. К а с т л (1954) присоединился к этой точке зрения и обозначил ген коричневой окраски буквой *A*. В исследованиях норвежского ученого Т а ф ф а развивалось представление о том, что ген коричневой окраски тормозит развитие черного пигмента на гриве, хвосте и нижних частях конечностей и не зависит от гена дикой окраски. Поэтому был введен символ гена *H*. Как уже указывалось, Т а ф ф считал, что ген дикой окраски можно отождествить с геном буланой окраски. Так как последний может комбинироваться с геном вороной, а также гнедой и рыжей мастей, то ясно, что он не может быть аллелью гена коричневой окраски. Следовательно, только один из двух рассматриваемых генов может быть гомологичен гену дикой окраски, или агути. Судя по фенотипическому проявлению генов, надо полагать, что ген буланой окраски, например норвежской фиордовой лошади, может быть тождествен гену дикой окраски.

Доминантные факторы ослабления окраски

Среди лошадей встречаются очень светло окрашенные особи, которых часто называют неполными альбиносами. Примером такого типа окраски может служить соловая масть. Особи этой масти гетерозиготны по доминантному гену; К а с т л (1954) обозначил его символом *D*. Если скрещивать между собой соловых лошадей, то в F_1 у них происходит расщепление на гнедых, соловых и белых в отношении 1 : 2 : 1. У белых особей кожа не пигментирована, но глаза голубые. Сходный тип у норвежской фиордовой лошади описан Т а ф ф о м. Он считал, что здесь мы имеем дело с типом альбинос, что вряд ли возможно, так как у гетерозигот обнаруживается сильное ослабление окраски. Генетически рыжие особи, гетерозиготные по доминантному гену ослабления окраски, выглядят светло-желтыми. Уже описанный тип буланой норвежской фиордовой лошади оказался одновременно гетерозиготным по этому гену и носителем генов черной, коричневой и буланой окрасок.

Чалость встречается в двух различных формах, причем обе, по-видимому, обусловлены доминантными и независимыми генами. Один тип, который можно назвать почти константно чалым (*R*), не изменяется с возрастом, тогда как для второго характерно очень незначительное количество белого волоса при рождении, которое с возрастом увеличивается. В возрасте 4—12 лет весь волосяной покров практически становится белым (К а с т л, 1954). Наряду с обычной чалостью, особенно при ее неконстантной форме, встречаются особи чалые в я б л о к а х, то есть с таким типом окраски, где пигментированные волосы располагаются в виде пятен (рис. 36). Такая масть обуславливается, по К а с т л у (1954), одним геном, не зависящим от предрасположения к пегости.



Рис. 36. Полукровный арабский жеребец серой в яблоках масти.

У лошади имеются типы с доминантной белой окраской, отличающиеся полностью белым волосом, но пигментированными глазами. Губы и анальное отверстие могут быть пигментированы или без пигмента. К а с т л (1954) обозначил ген доминирующей белой окраски буквой *W* и подчеркнул, что в двойной дозе этот ген летален, так как белые жеребцы, которые давали бы только белое потомство, неизвестны. Однако доказательств летальности гена *W* в двойной дозе до сих пор нет.

Пегость

У лошадей пегость встречается в нескольких формах. Небольших размеров белые отметины на голове, например звезда или белое пятно на лбу, обуславливаются, по К а с т л у (1954), несколькими рецессивными генами. Отметины большего размера, которые могут распределяться по всему туловищу, относят к двум типам. Один тип, по К л е м о л а, характеризуется дорзальным, а другой — вентральным распределением белых участков по туловищу. Эта вентральная пегость всегда сопровождается стеклянистыми глазами и обуславливается рецессивным геном, тогда как дорзальный тип обусловлен доминантным геном.

Крупный рогатый скот

Сведения о наследовании окраски у крупного рогатого скота мы нередко получаем только из племенных книг и других зоотехнических записей. Проводить пробные спаривания можно было лишь в исключительных случаях и в ограниченном масштабе. Зоны разведения некоторых пород крупного рогатого скота с фенотипически сходными типами окраски, как, например, английская парковая и шведская комолая или герефордская и тронингенская породы, расположены далеко друг от друга, и эти породы не скрещивались между собой. Поэтому доказать наличие генетической связи между этими типами окраски не было возможности, даже если бы имелись основания для предположений о ее существовании.

Альбиносы

Полный альбинизм у крупного рогатого скота встречается очень редко. У теленка-альбиноса, полученного от нормально пигментированных родителей высокогорной бурой породы, кожа, глаза и волосы были, по К е л л е р у, лишены пигмента. К р у н и П л а н к сообщали о некоторых случаях альбинизма у черно-пестрого равнинного скота. Селекционные опыты, проведенные в ограниченном масштабе, указывают на то, что этот ген рецессивен.

К о у л и др. и П е т е р с е н и др. (1944) изучали альбиносов в одном из стад штата Миннесота (США). Все пробные спаривания показали, что

альбинизм обуславливается рецессивным геном. Характерно, что телята рождались, по-видимому, с непигментированными глазами, волосяным покровом и кожей, затем у них появлялось ограниченное количество пигмента в радужине, а еще позднее — в волосяном покрове. Животные отличались своеобразным рисунком, который К о у л с сотр. называли «призрачным». По типу этот рисунок напоминал пегость, характерную для черно-пестрого равнинного скота, однако черные участки были слегка окрашены в серо-желтый цвет.

О полном альбинизме у крупного рогатого скота известно из сообщения К а р с т е н с а и др., которые проводили исследования в одном стаде высокогорной бурой породы (всего 22 головы). Альбиносы были получены от трех быков в результате близкородственного спаривания. У тех, что дожили до взрослого состояния, пигмент не образовался ни в радужине, ни в волосах, ни в коже. Характерной общей чертой для всех этих животных было то, что их раздражал сильный свет, и на фотографиях у большинства из них глаза закрыты. В общем они были вполне жизнеспособны и не уступали нормальным животным, содержащимся с ними в одном скотном дворе.

Отсюда очевидно, что ген полной пигментации *C* во многих случаях мутирует в рецессивные гены, обуславливающие сильную, а иногда и полную редукцию пигмента. К а р с т е н с с сотр. сообщали, что в упомянутом стаде с описанными выше альбиноотическими животными встречались и такие, у которых интенсивность окраски была промежуточной. Из опубликованных, но, к сожалению, очень нечетких снимков поперечных срезов волосков альбиносов, а также слабо, средне и сильно пигментированных животных видно, что более светлая окраска обусловлена не образованием сгустков пигмента, а уменьшением его количества. К сожалению, результатов спаривания между животными с различной интенсивностью окраски не приводится. И ф е л е р сообщает, что среди бурого высокогорного скота встречались особи с промежуточным количеством пигмента. Таким образом, не исключена возможность, что и у крупного рогатого скота имеется серия аллелей, которая обуславливает различные степени пигментации от очень сильной до полного ее отсутствия.

Черная и красная окраски

О природе черного и красного пигментов у крупного рогатого скота имеется очень мало исследований. Б о г а р т и И б с е н (1937) изучали типы пигмента волосяного покрова и кожи в связи с различной интенсивностью окраски. При этом обнаружили только 2 типа пигмента — черный и красный. Первый всегда встречался в форме гранул или сгустков во всех волосках, даже в тех, которые росли на белых участках тела у пегих животных. Существенные различия в распределении и концентрации пигментных гранул наблюдались только в корковом слое. С другой стороны, красный пигмент никогда не встречался в форме гранул, а только диффузно (то есть в виде чрезвычайно мелких частиц или же в растворенном состоянии). В красных волосках, кроме красного диффузного пигмента, всегда находили различные количества черного пигмента. Однако в коже как у черных, так и у красных животных встречался красный пигмент, правда, в форме мелких, одинакового размера гранул. Далее полагали, что у животных с интенсивной черной окраской пигментные зерна должны образовывать сгустки. Однако такие же сгустки встречались и у темно-красных животных. Таким образом, градация красной окраски зависит, очевидно, не столько от концентрации красного пигмента, сколько от содержания и развития черного пигмента.

Следовательно, данные Б о г а р т а и И б с е н а весьма значительно отличаются от данных других исследований, проведенных на других животных. Возникает вопрос, можно ли предположить, что в отношении пигментации крупный рогатый скот занимает особое положение среди других видов

животных. Ответить на него не так легко, потому что самые обстоятельные исследования на крупном рогатом скоте проведены только Б о г а р т о м и И б с е н о м. К счастью, они одновременно опубликовали данные по изучению пигментации у морских свинок, и эти данные полностью совпадают с теми, которые были получены на крупном рогатом скоте. Результаты, полученные при исследованиях на морских свинках, не были подтверждены другими авторами. Оказалось, что наличие красного пигмента в растворенной форме обусловлено химическими веществами, употребляемыми при изготовлении препарата. Черный пигмент не был обнаружен ни в красных волосках, ни в волосках, взятых с белых участков тела пегих животных. Дальнейшие исследования показали, что между интенсивностью окраски при визуальной оценке и количеством гранулированного красного или черного пигмента существует определенная связь. Если вопреки всем данным диффузный пигмент все же встречается, то он, во всяком случае, не может иметь большого значения. Таким образом, если исходить из данных, полученных на морских свинках, есть основания для весьма скептического отношения к результатам исследований пигментации крупного рогатого скота, полученным Б о г а р т о м и И б с е н о м, несмотря на то, что экспериментально они были опровергнуты лишь частично.

И б с е н (1933) постулировал, что весь крупный рогатый скот гомозиготен по гену *R*, обуславливающему красную окраску. Однако этот ген не всегда проявляется, потому что многие гены других локусов действуют на него эпистатически. В этом предположении нет никакой необходимости. Вместо него можно выдвинуть другое, а именно, что ген *E* обуславливает черную окраску и гомозиготы *ee* оказываются красными, то есть то, что мы наблюдали у других видов животных. По-видимому, у крупного рогатого скота отсутствует ген *b*.

Таким образом, можно считать, что черная и красная окраски обуславливаются аллельными генами. У и л с о н, изучавший наследование окраски у некоторых английских пород, предполагал, что к этой серии относится третья аллель, вызывающая в гомозиготном состоянии белую окраску, например, у белых шортгорнов. Однако Р а й т (1917) показал ошибочность этой теории, согласно которой, например, помеси от белых шортгорнов и черной уэльской породы, так называемые голубые альбиносы, не могут давать потомство со сплошной красной окраской при обратном скрещивании с красными шортгорнами.

Промежуточные формы между черной и красной окрасками

Интенсивность как черной, так и красной окраски сильно варьирует, и между этими двумя типами имеется целый ряд промежуточных форм. У и л с о н, изучавший племенные книги шотландской высокогорной породы, полагал, что черная, красная, серая, белая и бурая окраски обуславливаются генами одной серии аллелей. Р а й т (1917) показал, что серая окраска вызывается одним доминантным геном, который расположен не в том локусе, где находятся гены черной, красной и белой окрасок. Этот доминантный ген ограничивает распространение черного пигмента. У серых особей концы волосков, а иногда и весь стержень были желтоватыми. Кроме того, нюансы серой окраски были очень разнообразны. Самые светлые животные были желтыми. Р а й т считал, что они были генетически красными, но одновременно несли ген серой окраски.

Б е р г е (1949) изучал по племенным книгам наследование серой окраски у вестландской фиордовой породы крупного рогатого скота Норвегии. Гистологические исследования показали, что концы волосков были почти совершенно лишены пигмента. В других частях волоса встречалась черная или желтая полосатость. Б е р г е отметил также сходство этой окраски с типом агути у остальных млекопитающих и предложил (Б е р г е, 1956)

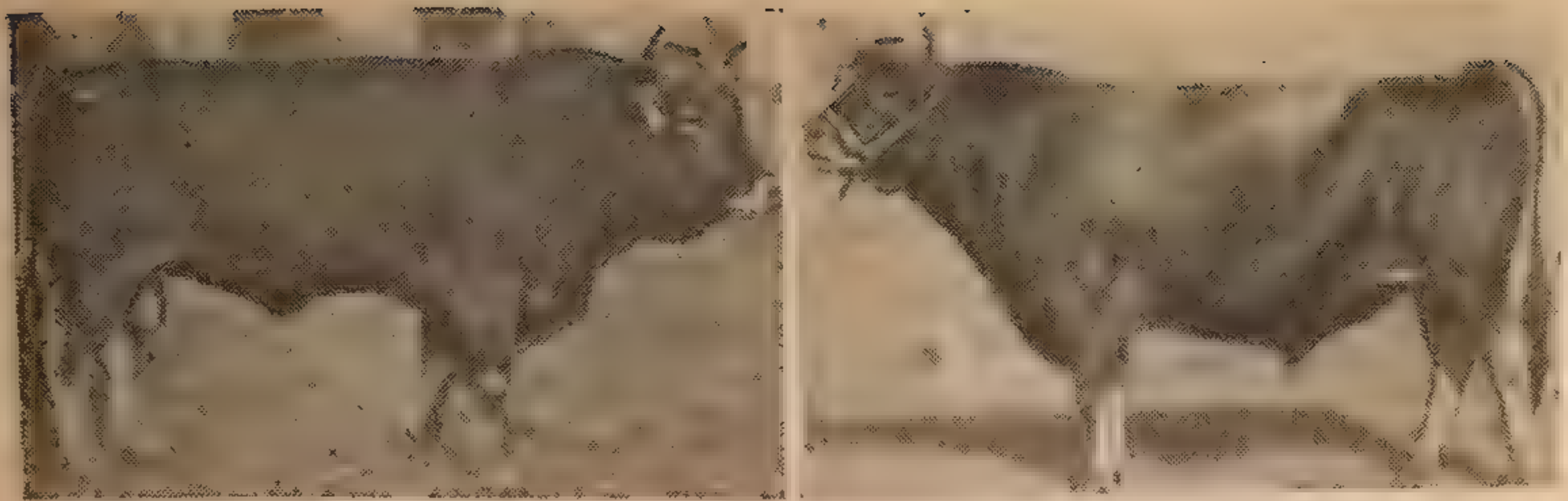


Рис. 37. Представитель бурого высокогорного (слева) и джерсейского скота (справа); типичная серая окраска с более светлым кольцом на морде.

для указания на это сходство воспользоваться символом гена A . В противоположность Райту Берге считал, что ген A не принимает участия в образовании красной окраски, так как из 134 спариваний черных и красных родителей было получено не менее 15 серых особей. Это число слишком велико для того, чтобы можно было сомневаться в правильности данных о происхождении и окраске. Проще всего объяснить этот случай предположением, что некоторые из красных животных несли ген A . И в этом отношении наблюдается сходство с геном агутти, который не влияет на красную окраску. Джерсейская порода и высокогорный бурый скот (рис. 37) несут, очевидно, сходный ген доминантной серой окраски. Однако внутри обеих пород встречаются несколько различных оттенков серой окраски. Эту изменчивость можно приписать, по-видимому, модифицирующим генам.

У герсейской породы встречается «ослабленная» красная окраска, вызываемая, по-видимому, рецессивным геном, ослабляющим интенсивность окраски (Ибсен, 1933). Однако различия в градации красной окраски у большинства пород велики. Эти различия никак нельзя объяснить одной парой генов и приходится допустить наличие, по-видимому, довольно большого числа модифицирующих генов.

Интересно, что быки герсейской породы обычно гораздо темнее, чем коровы, и что окраска животных становится с возрастом более интенсивной (Ибсен, 1933; Коул и Иоганссон, 1948). Болдвин с сотр. (1954) нашли также, что бычки начинают темнеть раньше, чем телки. Темно-бурая или черная окраска чаще всего концентрируется на определенных частях туловища, например на спине и ганахах. У айрширской породы такая более темная окраска часто встречается на обычно красном туловище. Ибсен (1933) приписывает это особому доминантному гену Bs . Кроме окраски волос, ген Bs обуславливает появление черного пигмента в коже, копытах, морде и языке. Богарт и Ибсен (1937) указывают на сходство между генами Bs и e^P у крупного рогатого скота и морских свинок. Как уже упоминалось выше, ген e^P обуславливает появление смешанных черных и бурых волосков, соотношение которых значительно варьирует и у морских свинок.

Бурая окраска у различных норвежских пород, например у породы дёле, обнаруживает известное сходство с картиной, наблюдаемой у породы айршир. По Берге (1949), бурые животные породы дёле рождаются красными, а бурая окраска появляется после первой линьки. В специально выбранных стадах Берге изучал потомство от скрещивания красных и бурых родителей, а также потомство этих помесей от скрещивания их с красными животными. В последнем случае соотношение красных и бурых животных в потомстве было приблизительно 1 : 1. Таким образом, ген бурой окраски является либо доминантной аллелью гена красной окраски, либо эпистатически подавляет красную окраску. Если бы первое из этих предположений было справедливо, то ген бурой окраски был бы также аллелью гена

черной окраски. Однако Б е р г е представил данные, которые показывают, что это, видимо, не так.

Наряду с черными, рыжими и бурыми животными в породе дёле встречаются животные тигровой расцветки (рис. 38). Последние имеют черные полосы на желто-буrom фоне. Эта вариация может в известной мере быть не генетической. Р е н д е л ь при исследовании близнецов нормандской породы, которые как по морфологической диагностике, так и по анализу групп крови были однояйцевыми, наблюдал заметную вариацию тигровой расцветки у некоторых пар однояйцевых близнецов.

У улучшенных пород крупного рогатого скота тигровая расцветка встречается довольно редко. По-видимому, она не соответствовала эстетическим вкусам животноводов. Однако при некоторых межпородных скрещиваниях эта расцветка встречается довольно часто. В известной мере она встречается и у джерсейской, нормандской и шотландской высокогорной пород. Изучая эту последнюю, У и л с о н пришел к выводу, что тигровая расцветка является результатом гетерозиготности по генам черной и бурой или бурой и красной окрасок. Р а й т (1917), анализируя данные У и л с о н а, не нашел веских оснований для такой гипотезы и предположил, что тигровая расцветка скорее обуславливается одним специальным геном. И б с е н (1933) присоединился к этому мнению, однако считал, что доминирующий ген тигровой расцветки *Br* не действует в отсутствии гена буро-черной окраски *Bs*. Наследование тигровой расцветки в породе дёле очень подробно изучил Б е р г е (1949). При обратном скрещивании потомков F_1 , обладавших тигровой расцветкой (один из родителей тигровой расцветки, другой — красный), с красными животными получали 23 тигровых, 14 бурых и 62 красных; а при скрещивании бурых животных F_1 с красными соотношение было 7 тигровых и 30 бурых и красных. Таким образом, в последнем случае животные с тигровой расцветкой появлялись при скрещивании бурых и красных особей. Б е р г е объяснял это тем, что красные животные могут нести ген тигровой расцветки, который в этом случае не проявляется. В первых случаях, как показало скрещивание, ген тигровой расцветки и гены бурой и красной окрасок наследовались независимо. Число животных с тигровой расцветкой было несколько больше, чем число бурых животных, так как и в этом случае некоторые красные животные могли нести ген тигровой расцветки. Число красных животных было больше ожидаемого. По мнению Б е р г е, это объясняется тем, что некоторые животные со слабо выраженной тигровой или бурой окраской волосяного покрова были отнесены к красным. Поэтому Б е р г е пришел к тому же выводу, что и И б с е н (1933), а именно, что тигровая расцветка обуславливается специальным доминантным геном *Br*, проявляющимся, однако, только у тех животных, которые несут ген бурой окраски.



Рис. 38. Тигровая расцветка у коровы норвежской породы дёле (по Б е р г е, 1949).



Рис. 39. Пара однояйцевых близнецов, заметно различающихся по рисунку окраски (из Института генетики домашних животных, Виад, Швеция).

В заключение можно сказать, что черная окраска обуславливается доминантным геном E , а красные животные гомозиготны по соответствующему рецессивному аллеломорфу e . Черный пигмент в волосах концентрируется зонально под влиянием доминантного гена A , сходного с геном агути. На красную окраску он, по-видимому, не влияет. Интенсивность последней обуславливается отчасти одной парой аллелей, где рецессивный ген вызывает сильное ослабление окраски, а отчасти — неизвестным числом модифицирующих генов, обладающими незначительным эффектом. Бурая окраска встречается во многих формах; тип ее наследования еще не выяснен полностью. Не исключена возможность, что бурая окраска (смесь черных волосков с красно-бурыми) обуславливается геном e^P , который рецессивен по отношению к гену черной и доминантен к гену рыжей окраски, хотя с большей вероятностью здесь можно было бы предположить участие особого доминантного гена Bs . Тигровая расцветка определяется, по-видимому, доминантным геном Br , который не является аллелью ни E , ни Bs . Для проявления гена Br необходимо одновременное присутствие гена Bs .

Пегость и белые отметины

У большинства пород крупного рогатого скота встречаются особи с белыми отметинами разной величины. У джерсейского и высокогорного бурого скота окраска туловища почти сплошная, за исключением более светлого кольца вокруг носового зеркала и белых волос на брюхе и вымени. Эти светлые участки обычно не полностью белые, скорее можно сказать, что у них сильно редуцирована пигментация. Появление этих отметин приписывали воздействию различных генов (см. И б с с и, 1933). Однако весьма вероятно, что более светлые участки на морде и брюхе обусловлены теми же генами, которые обуславливают окраску джерсейской породы в целом.

В проявлении пегости отмечены как индивидуальные, так и межпородные различия. Однако эти различия лишь отчасти обусловлены генетически. У однояйцевых близнецов пегость редко бывает одинаковой в отношении распространенности белых пятен, хотя общий тип рисунка по существу совпадает. Иногда у таких близнецов окраска полностью совпадает, иногда же она бывает относительно разной (рис. 39).

К о у л и И о г а н с с о н (1948) подробно изучали окраску помесей F_1 от скрещивания черно-пестрого скота с абердин-ангусским. У всех помесей окраска паховой области была белой, у некоторых она переходила на живот и лишь у немногих животных белая окраска распространялась вверх по бокам. При разведении этих помесей «в себе» происходило расщепление, с одной стороны, на животных со сплошной окраской или с мелкими белыми отме-

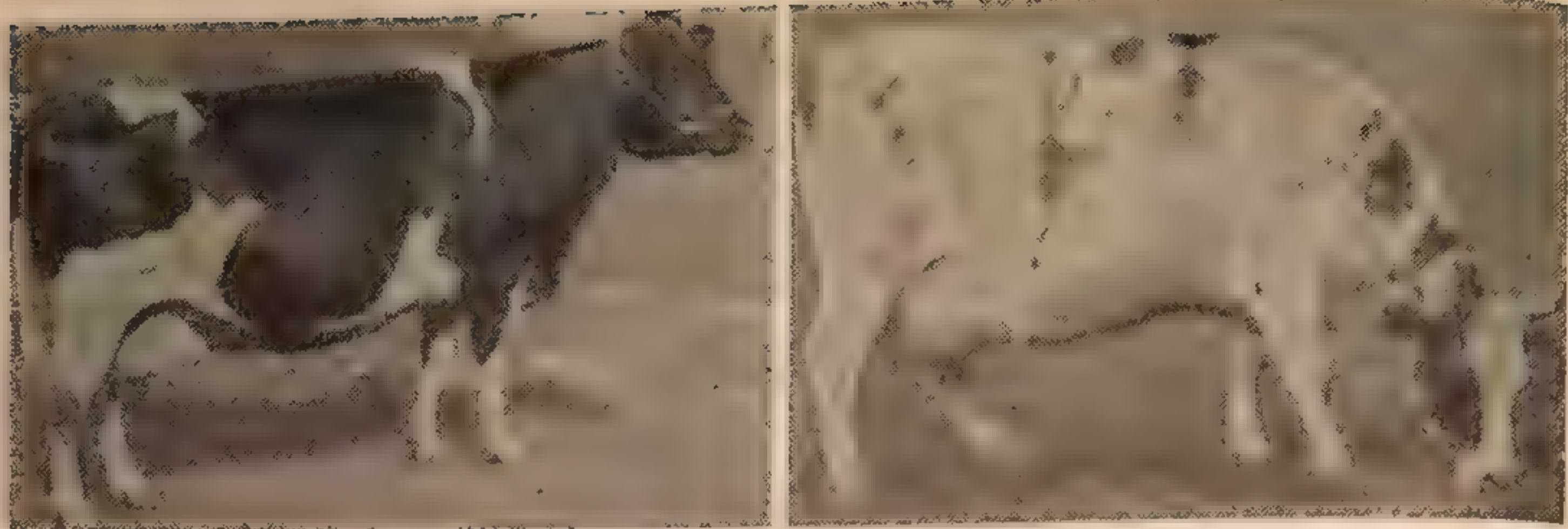


Рис. 40. Корова черно-пестрой породы с резко очерченными границами между черными и белыми участками (слева); айрширская корова с разбросанными по всему туловищу пигментированными участками (справа).

тинами, а с другой — на пегих животных в соотношении примерно 3 : 1. Отсюда следует, что ген пегости *s* у крупного рогатого скота, так же как и у морской свинки, неполностью рецессивен.

Переход белых участков в пигментированные выражен у разных пород не одинаково резко. У черно-пестрой породы границы между черным и белым в целом довольно отчетливы, тогда как у красно-пестрых пород, особенно у айрширов, пегость довольно «размыта» (рис. 40). Б у ц и Х е й н м ю л л е р (1937) получили при скрещивании черно-пестрых пород с красно-пестрыми брайтенбургской и симментальской породами черное с резко очерченными белыми пегинами потомство. Сходные результаты получили Д ж и л м о р и др. (1942) при скрещивании черно-пестрого скота с гернсейским и айрширским. Поэтому они считали, что правильный рисунок черно-пестрого скота определяется одним геном, который доминантен или эпистатичен по отношению к более размытым типам рисунка гернсейской или айрширской пород. С другой стороны, К о у л и И о г а н с с о н указывали на тесную корреляцию между окраской волосяного покрова и резкостью перехода одной окраски в другую. Они нашли, что красно-пестрые животные, появившиеся при расщеплении потомства черно-пестрого скота, обладают гораздо более размытым рисунком, чем их родители. Особенно это относится к красно-пестрым индивидуумам с большим количеством белого.

Далее К о у л и И о г а н с с о н обнаружили, что появление белых отметин на различных участках туловища взаимно обусловлено. Поэтому не бывает животных с белыми отметинами на задних конечностях или с белой звездочкой на лбу, у которых одновременно не было бы белого и в области паха. Торможение образования пигмента у гетерозигот *Ss* происходит в следующем порядке: начиная с области паха, где количество белых волосков незначительно, вплоть до пупка, далее на задние и передние конечности, на голову и, наконец, на бока. У гомозигот *ss* белые участки еще более расширяются. По Д и к и н у (1944), у черно-пестрого скота отчетливо различаются три центра, где черный пигмент реже заменяется белыми отметинами. Это область затылка, плеча, крестца и корня хвоста.

Общая интенсивность пигментации, по-видимому, в значительной мере обусловлена генетически. П ф е л е р, измерив протяженность белых участков у симментальского и черно-пестрого скота, нашел корреляцию по этому признаку между матерями и дочерьми, которая составила $0,34 \pm 0,09$ для первой и $0,36 \pm 0,14$ для второй породы, откуда коэффициент наследуемости будет равен примерно 0,7. Б р а й к т и Л а ш (1947) при изучении черно-пестрого скота США пришли к выводу, что наследуемость величины белых отметин превышает, очевидно, 0,90, в результате чего для явления доминирования, эпистаза и негенетической изменчивости остается очень мало места.

Т р и с и др. (1956) изучали связь между появлением белых отметин на голове и распространенностью белой окраски на остальных частях туло-

вища у черно-пестрого скота США. У животных с белой головой пигментировано было всего 22% туловища, со звездочкой на лбу — 62, с отметинами — 80, а у особей с черной головой — 91%. Как видим, зависимость здесь очень сильная. Поэтому нет особого смысла пытаться определять тип наследования белых отметин на голове, поскольку их появление обусловлено общей степенью пигментации.

У некоторых пород, например у герефордской, характерный белый рисунок определяется особым доминантным геном. Для этой породы характерна в большинстве случаев совершенно белая голова, белые ноги, кончик хвоста и живот и белая полоса вдоль дорзальной стороны шеи и холки (рис. 41). Этот тип рисунка при скрещивании с американским бизоном оказался доминантным. Сходный тип окраски характерен для гронингенской породы, только белого здесь значительно меньше. Черное кольцо вокруг глаз напоминает очки. Масть гронингенской породы тоже обуславливается доминантным геном. О возможной связи между генами, обуславливающими масть гронингенской и герефордской пород, ничего не известно, поскольку работ о скрещиваниях между этими двумя породами не имеется.

Кроме гронингенской породы, в Голландии есть еще порода лакефельдер с очень характерным рисунком: в районе спины вокруг всего тела животного проходит белая полоса, или пояс. Все остальные участки туловища черные. Эта порода не имеет широкого распространения. Сходна с ней по типу окраски так называемая опоясанная галловейская порода Шотландии (рис. 42). По-видимому, оба типа окраски обусловлены доминантным геном.

Еще один тип белой окраски, обусловленной, очевидно, доминантным геном, встречается у многих северных пород крупного рогатого скота (рис. 42). В ридт изучал окраску помесей, полученных от скрещивания коров породы трендер, или телемарк, у которых пигментация распространяется только на бока, с черными быками абердин-ангусской породы. У всех 18 телят было белое брюхо и белая полоса вдоль спины, то есть они в основном унаследовали масть матерей, хотя белого у них было гораздо меньше. Если в скрещивании использовали быков черно-пестрой породы, то телята тоже не имели сплошной окраски, но белого у них было примерно столько же, сколько и у матерей. Поэтому В ридт считал ген, обуславливающий



Рис. 41. Доминантная белая окраска головы, типичная для гронингенской (1), герефордской (2), симментальской (3) и нормандской (4) пород.



Рис. 42. Бык шотландской породы «опоясанный галловей» (1), а также представители некоторых пород, разводимых в Норвегии: телемаркский скот (2), восточно-финская (3) и шведская комолая породы (4).

такой тип окраски, неполно доминантным по отношению к сплошной окраске абердин-ангусской породы, но полно доминантным по отношению к окраске черно-пестрого скота.

Шведский комолый скот делится на две подгруппы. Одна из них отличается однородной красной окраской, а другая (фьелрас) имеет пигмент только на боках, хотя эти пигментированные участки нередко очень ограничены. Х и л д е м а н (1950) изучал тип окраски помесей от скрещивания между этими подгруппами. 108 телят имели пигмент на боках, у 24 окраска была однородной и 9 были пестрыми. Распространение белой окраски было различно — от узких полос вдоль спины и на брюхе до почти однородной белой. Данные о типе окраски родителей не приводятся. Тем не менее представляется возможным сделать вывод, что тип окраски породы телемарк определяется неполнодоминантным геном, эффект которого зависит от значительного числа модифицирующих генов.

И б с е н (1933) предполагал, что упомянутые доминантные типы окраски обуславливаются аллелями, доминантными по отношению к гену пегости (s) и гену однородной окраски (S). Однако экспериментально это пока не доказано, следовательно, это предположение может быть принято только в качестве рабочей гипотезы.

Сплошная белая окраска

Среди шортгорнской породы Великобритании встречаются в основном три типа окраски: красная, чалая и белая. Наследование этих типов окраски давно вызывало интерес генетиков. У и л с о н считал гены красной и белой окрасок аллелями, а чалых животных — гетерозиготными по этим генам. Однако Р а й т (1917), как уже упоминалось, доказал, что это невозможно. Получаемые при различных видах скрещивания числовые соотношения лучше всего можно объяснить, как это делает Р а й т, воздействием одной пары генов, один из которых W в гомозиготном состоянии обуславливает белую масть, а другой w — красную или черную, что зависит от генотипа. Гетерозиготы Ww — чалые. При спаривании красных особей с белыми, согласно теории Р а й т а, все потомство должно быть чалым. По материалам племен-

ных книг, которыми воспользовался В е н т в о р с в своих исследованиях, до 95% потомства от красных и белых родителей обладало чалой окраской, что совпадает с теоретически вычисленными данными Р а й т а. Встречающиеся при этом исключения можно объяснить неверными записями в племенных книгах. Сообщалось также о нескольких безусловно исключительных случаях. О наследовании чалости у шортгорнов выдвигалось несколько различных теорий (см. И б с е н, 1933), но ни одна из них не объясняет истинного положения вещей так обстоятельно, как теория Р а й т а. По-видимому, чалость у лошадей и у крупного рогатого скота определяется не одними и теми же факторами. У лошадей она обусловлена особым доминантным геном, тогда как у крупного рогатого скота чалость является результатом гетерозиготности по генам, которые в гомозиготном состоянии вызывают появление либо белых, либо пигментированных волос.

Белую масть английской парковой породы считали примером доминирующего признака, потому что у белых родителей появляются иногда черные потомки. Как указывает И б с е н (1933), у большинства белых животных этой породы имеются мелкие черные пятна на различных частях тела, что наводит на мысль о форме доминирующей пегости, с сильно редуцированной пигментацией. В этом отношении английская парковая порода обнаруживает сходство со шведской комолой породой, где часто встречаются почти полностью белые особи. У них обычно пигментированы уши и, кроме того, встречаются мелкие пигментированные пятна. При скрещивании с породами, обладающими однородной окраской, они, как уже упоминалось, дают потомство с таким рисунком, где пигмент концентрируется на боках.

О в ц ы

Наши знания о наследовании окраски у овец далеко несовершенны. Исключение составляют каракульские овцы, которых разводят главным образом на смушки, а изучение наследования типов окраски этих овец представляет экономический интерес. Среди шерстных пород в течение столетий шел отбор на белую шерсть, которая наиболее пригодна для промышленной обработки. Поэтому из скрещиваний между животными различных шерстных пород нельзя было получить исчерпывающие данные в отношении наследования окраски. Однако у примитивных пород овец и пород мясного направления изменчивость окраски оказалась несколько большей.

Шерстный покров овцы состоит из кроющего волоса и пуха, которые у одной и той же особи имеют далеко не всегда одинаковую окраску: пух, как правило, светлее кроющего волоса. Руно шерстных овец состоит почти исключительно из пуха, тогда как кроющий волос локализуется в основном на голове и конечностях. У примитивных местных пород волосяной покров смешанного типа, тогда как у диких овец, например у муфлона, волосяной покров состоит главным образом из кроющего волоса. Голова и конечности покрыты коротким кроющим волосом. По-видимому, у всех этих типов овец покрыты коротким кроющим волосом. По-видимому, с таким характером распределения типов волос связан и тот факт, что у пород с белым или желтоватым руном голова и конечности часто оказываются пигментированными. Это обстоятельство еще более усложняет изучение наследования окраски у овец.

Черная и коричневая окраски

Черная и коричневая окраски по отношению к однородно белой могут быть как доминантными, так и рецессивными. Доминантные типы окраски встречаются прежде всего у каракульской породы. Каракульские ягнята рождаются черными или коричневыми, однако с возрастом в их волосяном покрове появляются белые волоски, в связи с чем окраска взрослых овец становится серой (рис. 43). На доминирование черной окраски над белой

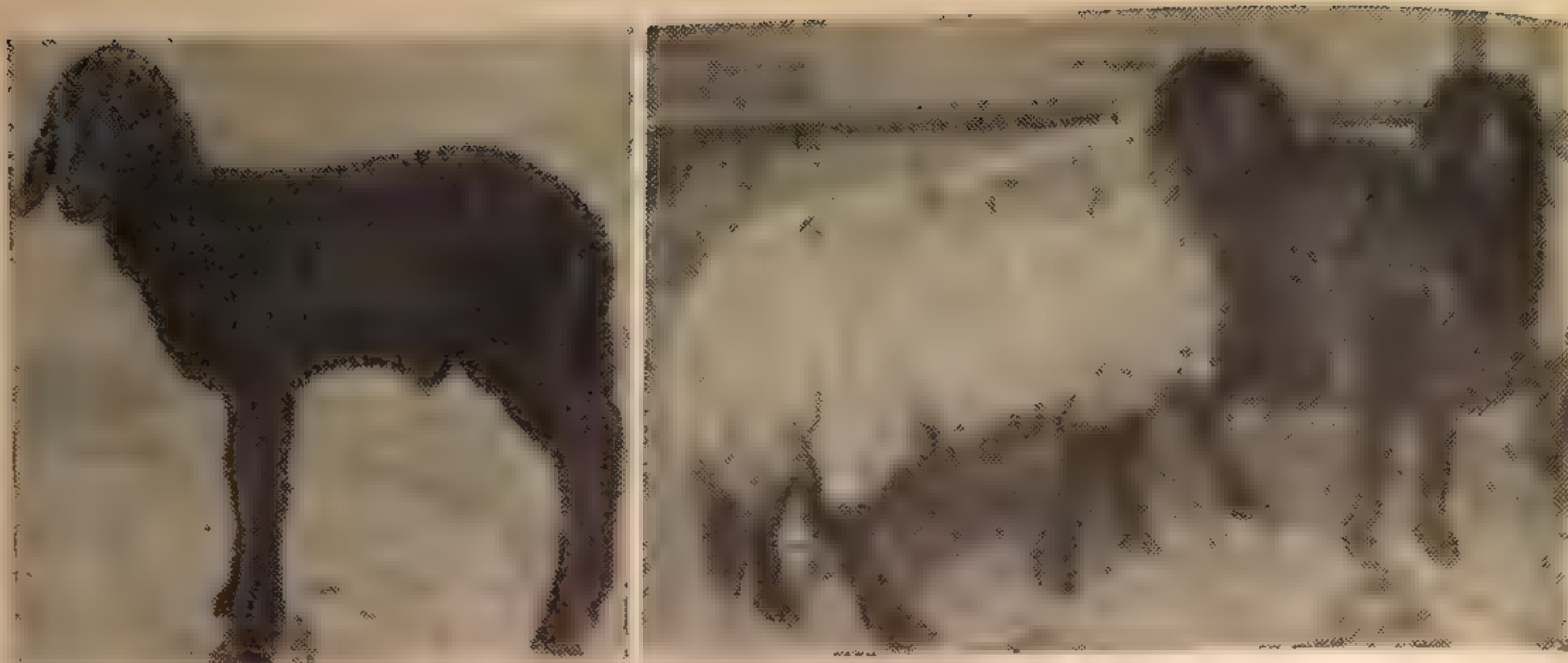


Рис. 43. Черный каракульский ягненок и две взрослые каракульские овцы, которые при рождении имели такую же черную окраску, как этот ягненок.

у каракульских овец указывал еще А д а м е ц. Так, при однородном по окраске спаривании черных каракульских овец получают иногда коричневых ягнят, тогда как родители, обладающие коричневой окраской, всегда дадут подобное им потомство. В скрещиваниях с белыми животными коричневую окраску считают полностью доминантной.

Следовало бы предположить, что гены доминантной черной и коричневой окрасок у каракульских овец являются аллелями. Можно ли сравнивать эти гены с генами локуса *E*, имеющегося у других млекопитающих, решить трудно, так как этот вопрос усложняется наличием черного и коричневого типов, рецессивных по отношению к однородной белой окраске. Всем известен факт, что у большинства пород овец с однородной белой окраской время от времени появляются черные ягнята. Р о б е р т с и У а й т (1930) ставили опыты по скрещиванию таких черных особей, происходящих от белых английских пород овец, с коричневыми овцами примитивных пород Шотландии и северных островов. При однородном по окраске спаривании коричневых овец получали потомство только с коричневой окраской, тогда как при скрещивании черный \times коричневый получали черных ягнят. Оба типа окраски были рецессивны по отношению к белой окраске. Число спариваний было, к сожалению, недостаточным. Однако результаты были подтверждены в исследованиях З о ф о н и а с с о н а, который изучал наследование типов окраски у овец исландской породы при разнородном по окраске спаривании. Этому исследователю также удалось показать, что у исландских овец встречаются два различных типа окраски, один из которых рецессивен по отношению к однородной белой окраске, а другой, довольно редкий тип, — доминантен. При скрещивании каждого из двух черных баранов примерно с 20 белыми матками получали только черных ягнят. Сходный тип черной окраски был обнаружен Р о б е р т с о м и У а й т о м у черной уэльской горной породы. Отсюда следует, что и у североευропейских пород овец имеется тип доминантной черной окраски. Можно ли генетически сравнить его с тем типом, который мы встречаем у каракульских овец, мы не знаем, хотя предполагается, что это так.

Как уже упоминалось, у грызунов имеется 2 типа черной окраски: так называемая доминантная черная окраска (символ гена E^D), которая доминирует над всеми остальными окрасками в группе *E* и, кроме того, над диким типом, и рецессивная черная окраска *E*, рецессивная по отношению к дикому типу, но доминантная над красной окраской *e*. У млекопитающих не обнаружено гена красной или красно-бурой окраски, который доминировал бы над дикой окраской и, следовательно, располагался бы между генами E^D и *E*. Тем не менее ген доминирующей черной окраски, например, у каракульской овцы можно отождествить с геном E^D , ген рецессивной черной окраски —

с геном E , и, наконец, ген рецессивной коричневой окраски — e , несмотря на то, что все спаривания, необходимые для доказательства такой цепи аллелей, еще не проведены. Но куда же поместить в эту схему так называемую доминантную коричневую окраску? Возможно, что коричневые каракульские овцы, несущие ген E^D , еще и гомозиготны по ee , вследствие чего окраска по аналогии с грызунами становится не черной, а коричневой. Если это так, то эта коричневая окраска будет рецессивной по отношению к так называемой рецессивной черной окраске, потому что последняя предполагает при-



Рис. 44. Готландская пастбищная овца излюбленной серой окраски.

сутствие как гена E , так и гена B . Тогда неполное доминирование коричневой окраски каракульской породы при скрещивании с белыми породами следовало бы приписать гену E^D . Наконец, следует упомянуть, что, согласно данным советских авторов (см. реф. Бониковского, 1935), у каракульских овец встречается окраска типа халили, характеризующаяся появлением черных и коричневых пятен. Более подробных сведений о наследовании этого типа окраски нет. Следует отметить, что последний может быть обусловлен определенным геном, гомологичным гену e^P у других млекопитающих.

Серая окраска

У овец встречается несколько типов серой окраски. Как уже упоминалось, взрослые каракульские овцы всегда серые, тогда как поворожденные ягнята имеют обычно однородную черную или коричневую окраску. Однако встречаются каракульские овцы серые от самого рождения. Этот тип окраски возникает благодаря смешению пигментированных и белых волосков и, как показали исследования, обуславливается одним доминантным геном (Лангле, 1950). Гетерозиготные по этому признаку особи развиваются обычно нормально, тогда как гомозиготные ягнята редко доживают до половозрелого возраста. Поэтому ген серой окраски у каракульских ягнят следует скорее всего отнести к рецессивным летальным генам, хотя в отношении окраски этот ген проявляется уже в гетерозиготном состоянии.

Другой тип серой окраски каракульских овец был описан Лангле. Характерное отличие этого типа состоит в том, что волос по всей своей длине окрашен неоднородно, а именно: от основания он черный или коричневый, а от верхушки белый или светло-серый. Голова и ноги тоже черные или коричневые. Этот серый тип, который, по Лангле, обнаруживает большое сходство с типом агути у других млекопитающих, ведет себя рецессивно по отношению к черной и коричневой окраске.

Среди короткохвостых северо-европейских местных пород встречается очень много оттенков серой окраски. У готландской местной овцы серая окраска встречается особенно часто. Примерно 75% исследованных Лёфвенбергом и Ноганссоном (1952) ягнят этой породы в возрасте старше 5 месяцев были серыми. Однако окраска варьировала очень сильно. Некоторые животные были почти черными с серыми отметинами, у других серая окраска была однородной, а у третьих серыми были только голова, конечности и живот, тогда как остальные части туловища были белыми.



На рисунке 44 показана готландская местная овца с обычно встречающейся типичной для породы окраской. Серая окраска получается здесь от смешения пигментированных и белых волосков. Кроющий волос пигментирован сильнее, чем пух. Особи с рыжеватой окраской кроющего волоса на ногах и голове сейчас встречаются реже в результате селекции против этого признака. Темно-серые ягнята рождаются часто почти черными, количество белых волосков у них увеличивается с возрастом. В своих исследованиях Лёфвенберг и Иоганссон вели главным образом однородный по окраске подбор между серыми особями. Из 1800 ягнят было получено 87% серых, 11% черных и только 2,1% белых. От обоих белых родителей получали белое, серое и черное потомство, а от спаривания черных баранов с черными матками было получено 33 ягненка, из которых 7 были серыми, 26 — черными и ни одного белого. Лёфвенберг и Иоганссон отмечали, что белая окраска, по-видимому, доминирует над серой и черной, тогда как серая не всегда доминирует над черной. Возможно, что ген серой окраски гомологичен гену агути, но если это так, то на него влияют некоторые модифицирующие гены.

Рис. 45. Представители некоторых пород овец, различающиеся степенью пигментации не покрытых руном участков тела:

А — суффольская овца с интенсивной черной окраской головы и ног; В — оксфорд-даунская овца, у которой эти участки покрыты темно-серым волосом и В — саутдаунская овца, светло-серая.

Белая масть и отметины

Как уже упоминалось ранее, белая масть большинства пород овец обуславливается одним геном, тормозящим образование пигмента в волосяном покрове. Этот ген, которому в литературе давали много различных символов, мы обозначим буквой *I* (от английского inhibit). Ген *I* эпистатичен по отношению к генам рецессивной черной и коричневой окрасок (Робертс и Уайт, 1930; Лёфвенберг и Иоганссон, 1952).

Однако при скрещивании овец черной уэльской горной породы с каракульскими иногда встречаются белые ягнята; следовательно, этот тип белой масти рецессивен по отношению к черной. О взаимодействии между генами группы *E* и геном белой окраски уже упоминалось ранее, поэтому сейчас мы на этом останавливаться не будем.

Овцы, которых в обиходе обычно называют белыми, не всегда бывают сплошь белыми. Голова и ноги у них пигментированы более или менее интенсивно. Так, у суффольской овцы разница между окраской головы и ног и всего руна выражена особенно ярко. Голова и ноги у нее черные, тогда как

руно, за исключением вершушек некоторых шерстных волокон, белое. Отдельные, обычно более грубые кроющие волосы, встречающиеся в руно, тоже черные, как и «родственный» им волосяной покров на голове и ногах. У других пород, например шропширской и оxford-даунской (рис. 45, В), голова и ноги темно-серые, а у саутдаунов окраску головы скорее всего можно назвать светло-серой (рис. 45, В). У некоторых пород имеются более или менее интенсивно пигментированные пятна, в то время как порода рамбулье, например, совершенно белая. Генетическая основа этих межпородных и внутрипородных различий не может считаться полностью выясненной.

Небольшие белые отметины встречаются у большинства окрашенных пород овец. Адамс подчеркивает, что у каракульских овец появление пегости является рецессивным признаком, но распространение их регулируется модифицирующими генами. Попытка Хиллдирандта изучить наследование белых пегости на различных частях тела оказалась тщетной, так как появление их взаимосвязано. Появление белой окраски отмечается в первую очередь на таких участках тела, как концы хвоста и голова, и потом уже на других частях тела. По-видимому, у овец отчетливо выраженный «центр депигментации» находится на конце хвоста. С подобным явлением мы уже встречались у крупного рогатого скота, хотя у последнего, как уже упоминалось, «центр депигментации» лежит не на конце хвоста, а в области паха. Данные Хиллдирандта указывают в общем на рецессивный характер наследования пегости.

В Англии есть немногочисленная порода овец, называемая пегой, которую в числе прочих исследователей изучал и Робертс. Относительное развитие черной (или соответственно белой) окраски подвержено у нее значительным индивидуальным колебаниям. Однако при чистопородном разведении никогда не получают потомство со сплошной черной или однородной белой окраской. Если же пегих животных скрещивают со сплошь белыми или сплошь черными, то потомство почти всегда будет черным. Робертс скрещивал сплошь черных баранов F_1 с белыми или соответственно пегими овцами-матками и при обратном скрещивании с белыми матками получил 6 белых и 5 черных ягнят. У последних была только маленькая белая отметина на голове, а все остальное туловище сплошь черное. При обратных скрещиваниях с пегими матками получились 6 пегих и 4 черных ягненка с белой отметиной на голове. Несмотря на ограниченность материала, полученный результат показывает, что пегая порода несет отчасти ген доминантной черной окраски, а отчасти является гомозиготной по рецессивному гену пегости. Последнее обстоятельство в некоторых случаях обуславливает в гетерозиготном состоянии белую отметину на голове.

Отсюда очевидно, что наследование пегости у овец носит тот же характер, что и у других видов животных. Однородная окраска обуславливается неполнодоминантным геном, который и в этом случае следует обозначать буквой *s*. Гетерозиготы *Ss* могут иметь белые отметины на некоторых частях тела, прежде всего на голове и хвосте, в то время как распространенность их в других местах зависит в основном от модифицирующих генов и нередко бывает случайным.

Окраска диких овец

О наследовании окраски у диких овец имеется очень мало работ, в основу которых положены результаты скрещиваний, проводившихся на очень ограниченном числе животных. Поэтому наши знания о связи между окраской диких овец и окраской культурных пород нельзя считать исчерпывающими. Робертс (1932) подчеркивает, что масть муфлонов довольно сильно варьирует. Она рыже-бурая с примесью черных волосков, с желтоватыми пятнами по бокам. Вдоль спины проходит буро-черная полоса. Брюхо белое или светло-серое. Зимой весь волосяной покров становится более темным. Все волоски темнее у основания и светлее у вершушки. Окраска волоса

бывает белой, коричневой, черной и промежуточных оттенков. Встречаются также волоски типичной окраски агути, но их не так много, чтобы эта окраска стала основной, как, например, у кролика агути.

О генетической природе масти муфлона известно очень мало. Изучением помесей от муфлонов и черных маток уэльской горной породы занимался Робертс. Число этих помесей было очень ограниченным, а их родители были настолько генетически разнородными, что сделать определенные выводы о наследовании окраски муфлона оказалось невозможным. Однако эти опыты указывают на существование особого гена светлой окраски брюха у муфлона. Интересно упомянуть, что Робертс и Уайт (1930) обнаружили ген, обладающий сходным эффектом у некоторых примитивных пород овец Шотландии и островов. Следует также упомянуть о сходстве между окраской типа «black and tan» (черный с рыжевато-коричневым) у грызунов и светлой окраской брюха у некоторых пород овец. Этот тип окраски обуславливается у грызунов геном из серии агути. Возможно, подобный ген встречается и у некоторых примитивных пород овец, а также у муфлона.

С в и н ь и

В свиноводстве межпородные скрещивания давно уже стали обычным явлением, поэтому спаривания между животными различных типов окраски происходят довольно часто. Эти спаривания и систематически проводившиеся опыты межпородных скрещиваний помогли исчерпывающему изучению наследования окраски у свиней. В первую очередь опыты проводились с целью изучения таких экономически важных признаков, как качество мяса и скороспелость, кроме того, предполагалось ввести ген черной окраски белым породам, которые во всем остальном обладали отличными качествами. Это диктовалось необходимостью сделать белых свиней менее чувствительными к солнечному облучению, потому что такие породы, как йоркширская и местная скандинавская, быстро обгорают на солнце. Черные породы почти не страдают от этого.

Особенно исчерпывающе изучено наследование окраски у свиней Гетцем, который в 1945—1948 гг. проводил опыты по скрещиванию на экспериментальной станции в Белтсвилле, США. В его работе очень подробно обсуждается также литература, относящаяся к этой теме. Кроме Гетцера, обзор литературы на эту тему сделали Коссвиг и Оссент (1931).

Черная и рыжая масти

Свиньи с однородной черной или черно-пестрой мастью встречаются довольно часто. Сюда относятся, например, крупная черная порода Англии, немецкая ганноверско-брауншвейгская порода, беркширская порода Англии и США (рис. 46 и 47). Напротив, рыжие породы относительно редки. Представителями этого типа являются порода дюрок в США и тэмворс в Англии. Результат скрещивания между рыжими и черными породами, по-видимому, целиком зависит от того, какие породы были использованы в скрещивании. Если скрещивают свиней гемпширской породы (черные с белым поясом) с породой дюрок или тэмворс, то черная окраска оказывается полностью доминантной над рыжей и во втором поколении потомство расщепляется на трех черных и одного рыжего (Башиел, 1943). Если же вместо гемпширской породы берут беркширских свиней, которые обычно бывают целиком черными, за исключением маленьких белых пятен, или польско-китайских, то потомство получается не черным, а рыжим с черными пятнами. Лаш получил в F_1 черных с рыжими пятнами поросят, а в F_2 — расщепление на 3 : 1 (особи с черными пятнами и без них). Распространение и локализация черных пятен зависят, по-видимому, от случайных нарушений на эмб-

риональной стадии развития и от модифицирующих генов. Существование последних было доказано Вентворсом и Лашем. Они нашли, что порода тэмворс обладает генным составом, который больше ограничивает распространение черных пятен, чем порода дюрок при скрещивании с польско-китайской или беркширской породой. Таким образом, можно с полным основанием сказать, что различия в окраске между беркширской и польско-китайской породой, с одной стороны, и между породами дюрок и тэмворс, с другой,—обуславливаются главным образом одним доминантным геном, дающим черную окраску; но на количество черного влияет целый ряд модифицирующих генов. На потомстве F_2 от скрещиваний между датским ландрасом и крупной белой породой или дюрок Гетцер (1945—1948) показал, что ландрас несет ген черной пятнистости, хотя и в скрытом состоянии. Этот ген рецессивен по отношению к гену однородной черной окраски у крупной черной породы, но доминантен по отношению к гену породы дюрок. Поэтому Гетцер считал возможным постулировать наличие у свиней серии множественных аллелей, подобных тем, которые встречаются у грызунов, где ген E обуславливает полное распространение черной окраски, ген e^P — черную пятнистость, а рецессивный ген e — рыжую окраску.



Рис. 46. Беркширская свинья.

Импорт свиней крупной черной породы в Германию положил начало так называемой корнуэльской породе. Эта порода совершенно черная. Согласно исследованиям Харинга и Шаафа (1951), при спариваниях между совершенно черными животными время от времени происходит выщепление черных с рыжими пятнами особей. Пегость обуславливается одним единственным геном, рецессивным по отношению к гену черной окраски. Отсюда ясно, что и в пределах корнуэльской породы встречается ген e^P , хотя и не так часто. Исследования Коссвига и Оссента (1931) и Шмидта и Лаупрехта (1936) показывают, что наличие четвертой аллели в локусе E вполне вероятно. При скрещивании европейской дикой свиньи с ганноверско-брауншвейгской местной породой получают потомство серо-стальной окраски с белым поясом. Видимо, ганноверско-брауншвейгские местные свиньи несут ген, который в гетерозиготном состоянии способен подавлять действие гена агути, как ген E^D у кроликов. Во втором поколении (F_2) было получено всего лишь 16 особей, 9 из которых были черными, 4 — серо-стальными, а 3 имели дикую окраску. Это соотношение незначительно отличается от ожидаемого 7 : 6 : 3, особенно если учесть трудности, с которыми приходится сталкиваться при дифференцировке окрасок.

Польско-китайская и беркширская породы, кроме гена e^P , о котором уже упоминалось, несут гены, обуславливающие развитие черной окраски по

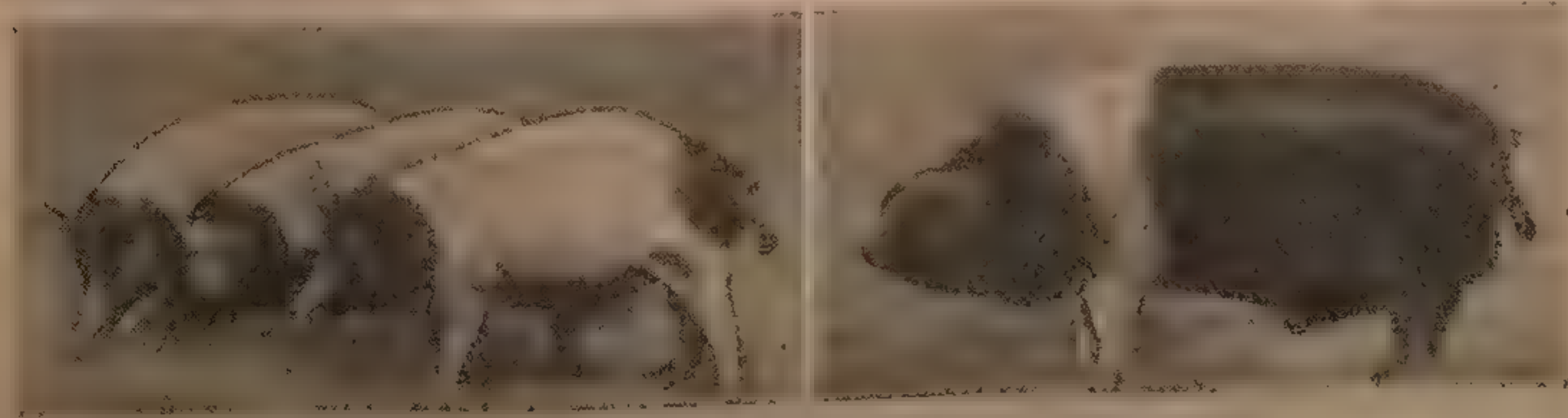


Рис. 47. Ганноверско-брауншвейгская местная свинья (слева) с характерным широким белым поясом; уссекская порода (справа) имеет узкий белый пояс.

всему туловищу, за исключением типичных маленьких пятен. Райт (1918), реферируя более ранние сообщения об американских породах свиней, подчеркивает, что первоначально польско-китайская и беркширская породы произошли от свиней красновато-песочной масти с черными пятнами, а современная черная с мелкими белыми пятнами окраска могла быть получена путем селекции на модифицирующие гены, которые обуславливают развитие черной окраски, и на гены, ослабляющие красновато-песочную окраску. Гетцер (1945—1948) в основном присоединяется к взглядам Райта, но полагает, что гены «ослабляющие» красную окраску, должны быть хотя бы частично доминантными.

Белая окраска и рисунок

Как указывалось выше, белый рисунок у польско-китайской и беркширской пород обусловлен, по-видимому, сильной редукцией красного пигмента. Белая окраска встречается у многих других пород свиней. Гетцер (1945) различает следующие типы белой окраски:

- 1) белая окраска йоркширской и скандинавской местной породы;
- 2) белый пояс у гемпширской и ганноверско-брауншвейгской местной свиньи и у свиней других пород;
- 3) грязно-белая окраска мангалицкой породы.

Свиньи-альбиносы никогда не встречаются. Согласно целому ряду исследований, подробно реферированных Гетцером (1945), однородная белая окраска йоркширской, честерской белой, скандинавской и немецкой местной пород доминирует при скрещивании их с черными, а также пестрыми и рыжими породами. При скрещивании с дикой свиньей потомство получается также почти полностью белым (Шмидт и Лаупрехт, 1936). Вентворс и Лапш первыми указали на то, что наследование белой окраски лучше всего можно объяснить действием только одного доминантного гена. Гетцер (1945—1948) также присоединяется к этому мнению; так, при скрещивании датского ландраса с пигментированными датскими и английскими породами он получил весьма близкое к ожидаемому соотношение белых и черных поросят, как в поколении F_1 , так и при обратном скрещивании F_1 с пигментированной породой, с той предпосылкой, что белая окраска определяется одним доминантным геном, который препятствует распространению как красного, так и черного пигмента. Этот доминантный ген Гетцер обозначил буквой *I*. Однако на ген *I* влияют, по-видимому, модифицирующие гены, так как при скрещивании с пигментированными породами у особей F_1 и F_2 появляются мелкие черные пятна.

Наиболее часто встречается у свиней белый пояс, который тянется от передних конечностей через плечо до холки. Однако ширина этого пояса сильно варьирует. У уэссекской породы он узок, тогда как типичные представители ганноверско-брауншвейгских местных свиней характеризуются черной головой, окороками и задними ногами, а все остальное туловище у них белое (см. рис. 47). Кроме того, ширина пояса значительно варьирует и в пределах одной и той же породы. Так, среди гемпширских и уэссекских свиней встречаются как белые, так и черные особи (для реф. см. Гетцер, 1945). Башнел (1943) показал, что белый пояс гемпширской породы может передаваться рыжим потомкам F_2 после скрещивания с породой дюрок. При скрещивании пород с белым поясом с теми, у которых такого пояса нет, в F_1 наблюдается тенденция к доминированию типа окраски первых, если для скрещивания использовали породы дюрок, тэмворс, беркшир и европейскую дикую свинью (Башнел, 1943; Шмидт и Лаупрехт, 1936). Шпильман (цит. по Райту, 1918) полагал, что белый пояс гемпширской породы обуславливается по меньшей мере двумя генами, так как при однородном по окраске подборе особи с поясом могут давать одноцветных потомков, а родители черной масти, со своей стороны, — поросят с поясом. Башнел (1943) также разделяет это мнение и считает, что пояс



Рис. 48. Взрослая дикая свинья с детенышем.

гемпширской породы обуславливается доминантным геном белой окраски и «главным геном», определяющим ее характер и развитие.

Акклиматизированная в Венгрии и Югославии мангалицкая порода характеризуется извитой щетиной грязно-белого цвета и черной головой. Поросята рождаются полосатыми, причем полосатость исчезает в возрасте 4—5 недель, что указывает на родство с европейской дикой свиньей. Окраска взрослых свиней согласно многим работам, реферированных Гетцером (1945), рецессивна по отношению к окраске крупной черной, беркширской и йоркширской пород. Полосатость же, очевидно, доминирует над черной окраской крупной черной и беркширской пород, рыжей окраской тамворсов и белой окраской йоркширов. Однако наследование масти мангалицкой породы нельзя считать полностью выясненным, так как в скрещиваниях, проводившихся до F_2 , использовалось лишь ограниченное число животных. Костантинеску (по Гетцеру, 1945) считает, что различие между белой окраской у йоркширской породы и грязно белой у мангалицкой зависит от присутствия одного доминантного гена у первой. Полосатость, напротив, должна обуславливаться доминантным геном мангалицкой породы. Коссви и Оссент (1931) предполагают, что этот ген идентичен гену дикой окраски, но что у относительно примитивной мангалицкой породы один рецессивный ген подавляет эффект гена как черной окраски, так и гена окраски агути.

Дикая окраска

При скрещивании европейской дикой свиньи и немецкой белой длинноухой породы доминирует белая окраска культурной породы, однако у поросят обнаруживается полосатость (Шмидт и Лаупрехт, 1936).

Поросята диких свиней отличаются типичной полосатостью (рис. 48). При скрещиваниях с большинством других пород дикая окраска доминирует. Результаты опытов по скрещиванию беркширской свиньи с дикой, а также обратных скрещиваний F_1 с обеими родительскими породами, проведенные Шмидтом и Лаупрехтом в относительно широких масштабах, подтвердили их предположение о том, что разница между черной окраской беркширской породы и окраской дикой свиньи основывается на одном доминантном гене у дикой свиньи. Как уже упоминалось, этот ген проявляет неполное доминирование при скрещивании с ганноверско-брауншвейгской местной породой, в результате чего можно предполагать, что эта порода несет доминантный ген черной окраски E^D . Исследования указывают на то, что дикая окраска у свиней может быть с полным основанием сопоставлена с окраской агути у грызунов и для обозначения этого типа можно пользоваться символом гена A .

Н о р к а

Норку в отличие от других видов домашних животных разводят исключительно из-за шкурки. Отсюда понятно, что изучение наследования окраски у норки проводилось в больших масштабах, чем у многих других домашних животных. Примерно за 40 лет, в течение которых норку разводят в неволе, ученым удалось обнаружить около 20 различных генов, обуславливающих окраску ее меха.

Коричневая группа

Окраску так называемой стандартной норки можно скорее всего назвать темно-коричневой. Вдоль спины, на голове и хвосте эта окраска интенсивнее. Дикая норка в общем несколько светлее, чем стандартная норка, которую разводят на фермах. Это различие в окраске может быть обусловлено действием целого ряда модифицирующих генов, которые накопились у последней в результате отбора.

У стандартной норки имеется целый ряд цветных вариаций, относящихся к типу пастель и обусловленных рецессивными генами. Цветная вариация рояль-пастель, или кареглазая пастель, характеризуется более светлой, чем у стандартной норки, окраской глаз, морды и туловища. С м и т и др. (1941) обозначили рецессивный ген, обуславливающий эту вариацию, буквой *b*. Как упоминалось ранее, пигментные зерна у норки пастель совпадают по своей форме и размерам с пигментными зернами мышей и морских свинок, гомозиготных по гену *b*. Следующие генетически неродственные светло-коричневые цветовые типы — пастель-зеленоглазая, импернал и янтарно-золотистая пастель — определяются, как и рояль-пастель, генами, рецессивными по отношению к стандартному типу (Ш е к л ф о р д [80]). Пятая вариация соклот, или финская пастель, также определяется геном, рецессивным по отношению к дикому типу, но аллельным гену особо светлого типа шведское паломино и финская белая пастель. В этой серии аллелей встречается четвертая аллель, которая обуславливает еще одну цветную вариацию буфф. Последнюю из-за кремового меха и красных глаз называли раньше северным альбиносом.

У вариации шведское паломино карие глаза, тогда как у американского типа того же названия глаза красные, и он генетически не родствен шведскому. Все символы, применяемые для обозначения генов, определяющих тип пастель, отличаются громоздкостью и непоследовательностью и нуждаются поэтому в пересмотре.

Серая, или серо-голубая, группа

Из серых, или, как их еще называют, голубых, разновидностей первой была изучена платиновая, или серебристо-голубая норка. Ее скорее можно назвать пепельно-серой, однако вариации в интенсивности окраски довольно велики. Довольно часто встречается окраска «перец с солью». Как показал Ш е к л ф о р д, появление платиновой окраски обусловлено образованием сгустков пигментных зерен в клетках волоса. По типу она такая же, как окраска венских голубых кроликов и мышей с ослабленной окраской. Ш е к л ф о р д обозначает этот ген символом *p*, который лучше было бы заменить на *d*, чтобы он соответствовал обозначениям, принятым у других видов животных. В том же локусе, где находится ген платиновой окраски, есть еще одна аллель, рецессивная по отношению к стандартному типу, но доминантная к *p*. Этот ген *p*^s обуславливает голубовато-стальной тип окраски, обычно несколько более темный, чем платиновый, но светлее, чем алеутский (о последнем см. ниже). Однако оттенок окраски может заметно варьировать. Кроме того, имеется еще один платиновый тип — импернал-платиновый (Ш е к л ф о р д [80]), который фенотипически ничем не отличается

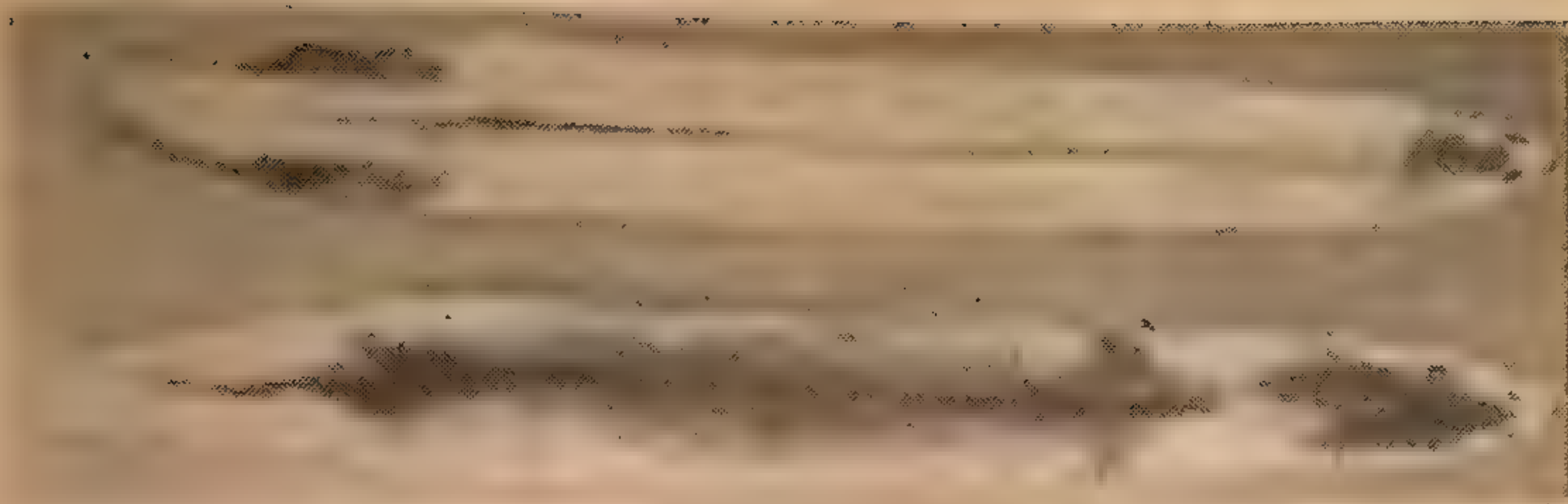


Рис. 49. Шкурки норки, гомозиготной (*SS*) и гетерозиготной (*Ss*) по гену «крестовка».

от обычного платинового. Однако при скрещивании этих двух типов получают стандартную норку, из чего можно заключить, что оба они обуславливаются генами различных локусов. Наконец, последней разновидностью голубых норок является алеутская норка, самая темная из всех платиновых типов. Окраска ее обусловлена, по Ше к л ф о р д у, не образованием сгустков пигментных зерен, а скорее уменьшением количества пигмента. Это обстоятельство указывает на то, что здесь речь может идти об одной аллели альбиносической серии.

Белые норки

У стандартной норки встречаются маленькие белые пегинны на подбородке, груди и иногда на брюхе. Число их обычно варьирует. У доминантных мутантов голубая изморозь и крестовка этих белых участков, как правило, больше. У гетерозигот по гену «голубая изморозь» белые пегинны относительно сильнее распространены на вентральных частях тела. Ноги и кончик хвоста также часто бывают белыми, и в то же время определенное количество белых волосков рассеяно по всему туловищу, в результате чего мех приобретает серый оттенок (К а с т л и М у р, 1946). Гомозиготы по гену «голубая изморозь», по-видимому, не доживают до половозрелого возраста. Цветная вариация крестовка характеризуется сильным развитием белых волос, однако спина, голова и передние конечности снаружи обычно сильно пигментированы. Пигмент распределяется по шкурке в виде креста, откуда и пошло название этого типа. Интенсивность окраски у гетерозигот сильно варьирует от относительно темной до почти белой, вследствие чего их трудно отличить от гомозигот, которые обычно бывают сплошь белыми с некоторой примесью пигментированного кроющего волоса на голове и у корня хвоста (рис. 49). Ген, обуславливающий окраску крестовки, обозначается буквой *S*. Этот символ неудачен, так как символом *S* в генетике окраски обычно обозначают однородность, а символом *s* — рецессивную пегость, то есть совершенно противоположные понятия. Ше к л ф о р д [80] изучал далее аллель «королевская серебристая» из серии аллеломорфов крестовки. Ген *S^R* доминантен над геном стандартной окраски *s*, но рецессивен по отношению к гену окраски «крестовка». У норки королевская серебристая белого меньше, чем у крестовок. Однако светлых особей первого типа трудно отличить от темноокрашенных крестовок.

Две рецессивные цветные вариации — хедлунд-белая и американский альбинос — отличаются светлой или почти белой окраской. Первая совершенно белая, но с темными глазами. Ген окраски хедлунд-белая неполностью рецессивен. У гетерозигот встречаются белые пегинны на ногах, хвосте и нижней стороне туловища. У американского альбиноса все туловище белое, глаза красные, но хвост более или менее пигментирован. Следовательно, здесь может идти речь о неполном альбинизме.

Цветные вариации, получаемые путем сочетания нескольких генов

С 1950 г. начали особо высоко цениться белые шкурки, поэтому селекционеры прилагали много усилий к тому, чтобы вывести таких животных, которые наряду с белой окраской обладали бы и другими ценными в зоотехническом отношении признаками. К сожалению, белая норка типа хедлунд обладает низкой плодовитостью. Это навело селекционеров на мысль попытаться получить белую окраску путем сочетания различных генов, обуславливающих окраску порок. Так, рояль-белая была получена путем сочетания гена «рояль-пастель» и «американский альбинос» в гомозиготном состоянии. Особи, гомозиготные как по гену «северный буфф», так и по гену «американский альбинос», оказываются также белыми. Наконец, можно получить белую норку, вводя ген «крестовка» в линии, гомозиготные по гену «северный буфф» или «американский альбинос».

Другими примерами ценных цветных вариаций, которые возникают при сочетании мутантных рецессивных генов, являются норки окраски топаз. Их получают путем комбинации двух различных генов окраски пастель. Чаще всего это комбинация рояль-пастель и зеленоглазая пастель; финляндия-топаз представляет собой комбинацию соклот и рояль-пастель. Особи, гомозиготные по генам алеутской и других серо-голубых окрасок, называются сапфир. Наконец, можно комбинировать гены серо-голубой и коричневой окрасок и получать при этом любые вариации, например платиновую блонд - от сочетания серебристо-голубой и рояль-пастель. Возможности комбинации различных мутантных генов очень велики, поэтому подробнее останавливаться на этом мы не будем.

Л и с и ц а

За последние годы спрос на мех лисицы уменьшился, и это отразилось на их разведении. На звероводческих фермах разводят красную лисицу (*Vulpes vulpes*) и песца (*Alopex lagopus*).

Красная лисица обладает типичной дикой окраской. Подшерсток серый по всей своей длине, тогда как кроющий волос обнаруживает отчетливую окраску агутти: верхушка его темная, основание серое, а промежуточная часть рыже-желтая.

У черной лисицы отсутствует рыже-желтая зона (рисунок агутти). Черная лисица возникла в результате двух различных мутаций в геноме красной лисицы. Серебристо-черная лисица была выведена из черной путем отбора на серебристость волоса. Таким образом, серебристость представляет собой количественный признак, обусловленный многими генами. В селекции серебристо-черной лисицы появился целый ряд мутаций, который вызвал цветную вариацию с белым рисунком. У так называемых беломордых лисиц имеется белое пятно на морде и нередко белый ошейник. Однако эта расцветка сильно варьирует, поэтому различие между беломордой и обычной серебристо-черной лисицей очень нечеткое. Ген «беломордости» в гомозиготном состоянии летален. Поэтому при разведении беломордых лисиц «в себе» величина помета сокращается в среднем на 25%.

Платиновая лисица также характеризуется белой мордой, однако белая окраска у нее развита больше, чем у беломордой.

Границы пигментированных участков у беломордой лисицы отчетливее, чем у платиновой, которая, кроме того, имеет гораздо более светлый мех. Платиновый тип определяется одним геном, который, вероятно, является аллелью гену беломордости и в гомозиготном состоянии летален (см. рис. 24).

Серая жемчужная лисица является рецессивной мутацией серебристо-черной лисицы. Цвет меха у нее серо-стальной, а серебристость такая же,

как у серебристо-черной лисцы. Имеются два генетически различных типа жемчужных лисц, но они почти неотличимы друг от друга.

Распространены две цветные вариации песка — голубая и белая. Аляскинский голубой песок имеет серо-голубой мех зимой и летом. Гренландский голубой песок окрашен несколько светлее, чем аляскинский, и в его мехе имеется большое количество серебристых волос. Из гренландской вариации выщепляется так называемая белая вариация. Белый песок имеет чисто белую окраску лишь зимой. Глаза всегда пигментированные. Белая окраска обуславливается гомозиготностью по двум рецессивным генам.

III. Домашняя птица

Как упоминалось выше, окраска млекопитающих полностью зависит от типа, количества и распределения в клетках лишь одной относительно однородной группы окрашенных белков, так называемого меланина. У птиц имеется два качественно различных типа пигмента: ксантофилл и меланин. Ксантофилл встречается только в коже. Особи с желтым пигментом в коже, клюве и конечностях гомозиготны по гену, доминантная аллель которого *W* ограничивает накопление ксантофилла в крови и жире (Хатт [39]). Высокая и продолжительная яйценоскость действует на кур, так же как ген *W*, в особенности если это связано с недостатком ксантофилла в корме. У пород с черным пигментом в эпидермисе, например у джерсейских великанов, желтая окраска кожи может быть почти полностью перекрыта черной.

У полностью пигментированной птицы в коже обычно содержится меланин; кроме того, в некоторых особых случаях он содержится еще в эпидермисе и дермальном слое. У особей, гомо- или гемизиготных по рецессивному, сцепленному с полом гену *id*, распространение меланина ограничено дермальным слоем. Если в эпидермисе у них имеется к тому же ксантофилл, то кожа приобретает голубоватый оттенок, который особенно хорошо виден через полупрозрачные клетки *stratum corneum* плюсны. Если в этом слое присутствует еще и ксантофилл, то окраска становится зеленой. Образование этих оттенков схематически представлено на рисунке 50. Подобных структурно обусловленных окрасок у млекопитающих нет.

Объяснить наследование окраски кожи у различных видов птиц было относительно легко. В отношении окраски пера это оказалось сложнее. Изменчивость окраски пера обусловлена, во-первых, пигментом, формой и распределением пигментных гранул в клетках и, во-вторых, числом слоев клеток, их структурой и различной лучепреломляемостью (Хатт [39]). Таким образом, последний тип окраски обусловлен структурно. Примером таких типов окраски могут служить зеленоватые и красные оттенки, встречающиеся у черных особей.

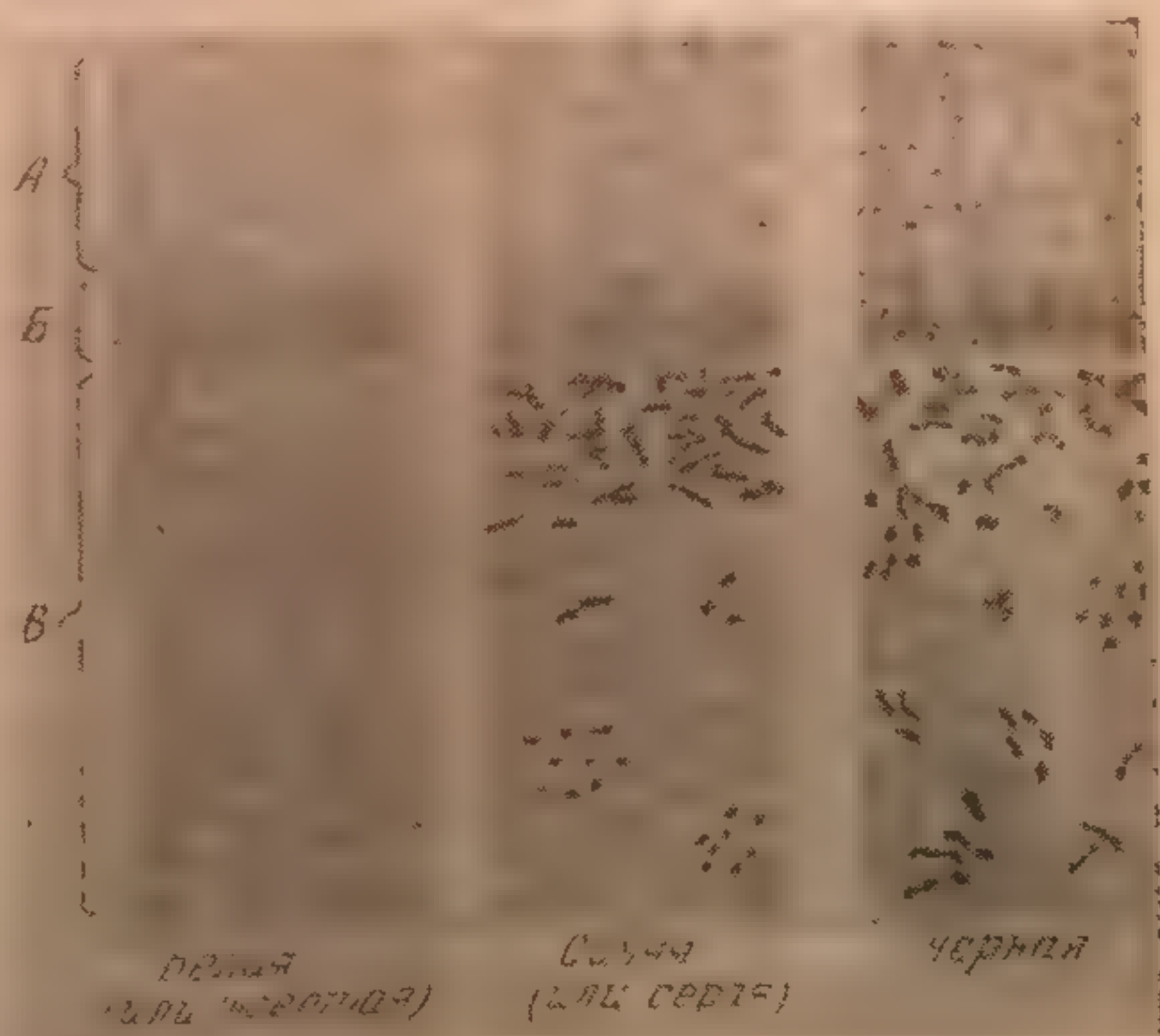


Рис. 50. Особенности строения кожи у кур с белой, синей и черной окрасками ног:

А — эпидермис; Б — зона растущих клеток; В — собственно кожа (по Барроус, Экспериментальная станция по сельскому хозяйству, Мейн, Бюлл. № 232).

пигментированной птицы в коже обычно содержится меланин. В некоторых особых случаях он содержится еще в эпидермисе. У особей, гомо- или гемизиготных по рецессивному гену *id*, распространение меланина ограничено дермой. В эпидермисе у них имеется к тому же ксантофилл, то есть желтоватый оттенок, который особенно хорошо виден в клетках *stratum corneum* плюсны. Если в этом слое имеется ксантофилл, то окраска становится зеленой. Образова-

на ри-
струк-
к окра-
их нет.
цование
личных
оситель-
и окрас-
ь слож-
окраски
первых,
распре-
гранул
ых, чис-
к струк-
лучепре-
т [39]).
оследний
условлен

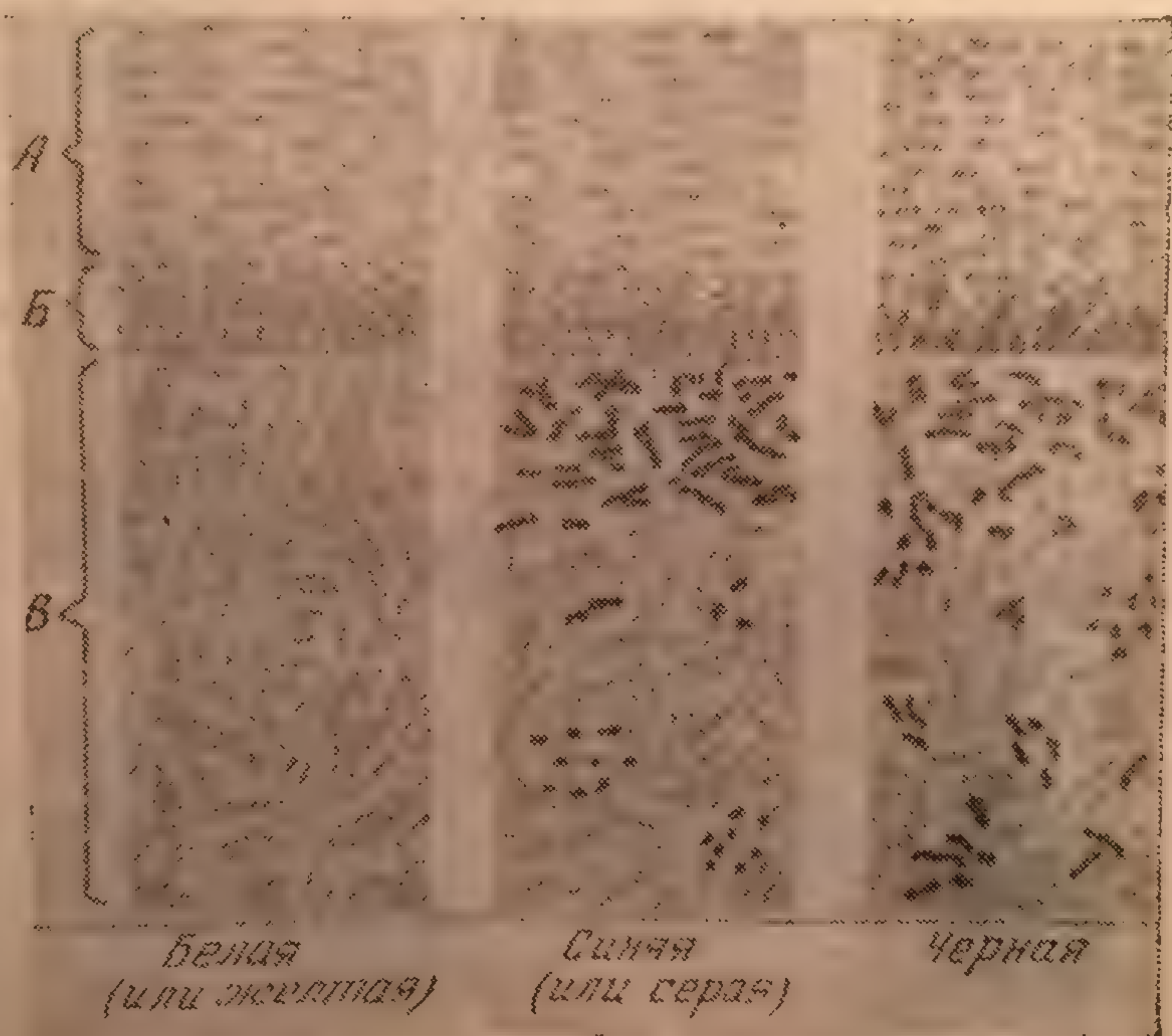


Рис. 50. Особенности строения кожи у кур с белой, синей и черной окрасками ног:

А — эпидермис; Б — зона растущих клеток; В — собственно кожа (по Барроус, Экспериментальная станция по сельскому хозяйству, Мейн, Бюлл. № 232).

Куры

Наибольшее количество опытов по изучению наследования окраски было проведено на курах. Широкий обзор литературы по этому вопросу был сделан Хаттом [39]. В нашем дальнейшем изложении мы будем пользоваться главным образом этим источником.

Белое оперение

Альбинизм у кур встречается по меньшей мере в двух разных формах. Первая, обусловленная аутосомным рецессивным геном *a*, дает в гомозиготном состоянии полный альбинизм, то есть отсутствие пигмента в перьевом покрове, коже и глазах. Другой альбинотический тип, впервые описанный Мюллером и Хаттом, вызывается сцепленным с полом рецессивным геном *al*. В этом случае редукция окраски неполная. У пестроокрашенных пород, например у плимутроков, индвидуумы, гомо- или гемизиготные по гену *al*, имеют слабо различимые границы черного рисунка. Оба альбинотических типа очень чувствительны к свету.

Имеется по меньшей мере три генетически различных типа белой окраски. Тип, встречающийся у белых леггорнов, определяется одним доминантным геном *I*, который ограничивает развитие пигмента так, что окрашенными остаются только глаза. Доминирование здесь неполное и менее всего по отношению к красной окраске, потому что у гетерозигот имеется небольшое количество окрашенных перьев. Как уже упоминалось, наследование доминантной белой окраски было изучено Бетсоном еще в 1902 г. Очень тщательно изучались причины тормозящего действия гена *I* на образование пигмента. Выяснилось, что пигментообразующие клетки у эмбрионов белых леггорнов поначалу развиваются нормально, а затем по неизвестной причине погибают, прежде чем достигнут функциональной зрелости.

У некоторых других пород, например у белых виандотов, окраска оперения определяется одним рецессивным геном. То же относится к белым шелковистым курам. Однако если эти две породы скрещивают между собой, то получают окрашенное потомство, что указывает на существование двух различных рецессивных генов, которые могут препятствовать появлению пигмента в перьях.

Черное и красное оперение

Среди многих пород кур, как, например, леггорн, минорка, орпингтон и виандот, встречаются особи с совершенно черным перьевым покровом. Черных пород кур, как, например, джерсейский «черный великан», очень немного. У кур, как и у млекопитающих, черная окраска обусловлена одним доминантным геном *E*. Красные породы, например красный род-айланд и суссекс, крайне редко бывают сплошь красными, а имеют различное количество черного пигмента в маховых и рулевых перьях. Красная окраска определяется аллелью *e*, рецессивной по отношению к гену черной окраски, а также сцепленным с полом геном золотистой окраски и неизвестным числом модифицирующих генов.

Особь с генотипом черной окраски, несущие одновременно ген *Bl* в гетерозиготном состоянии, голубые. Этот тип окраски встречается, например, у голубых андалузских кур и вызывается, так же как и серо-голубая окраска у некоторых млекопитающих, образованием сгустков черного пигмента. Однако окраска пера неоднородно голубая, характеризуется наличием черных пятен, где распределение черного пигмента таково же, как и у прочих черных экземпляров. Гомозиготы *BlBl* — белые с маленькими черными пятнами.

Черная или красная окраска под влиянием различных генов локализуется в определенных частях пера. Так, полосатость плимутроков обусловлена одним доминантным, сцепленным с полом геном, действие которого будет подробно изложено в другом месте. Полосатость встречается также у гамбургских кур и у кампинок, но здесь она имеет иную форму, чем у плимутроков, и обусловлена одним рецессивным аутосомным геном. В гамбургской породе встречается так называемый пятнистый рисунок, который определяется одним доминантным геном (рис. 51).

Узорчатый и крапчатый рисунки, встречающиеся, например, у виандотов, обусловлены рецессивными генами (рис. 52).

Дикая окраска банкивской курицы, от которой произошли все породы домашних кур, очень близка к окраске бурых (коричневых) леггорнов. У последних имеются золотистые и черные перья на затылке, желтоватозеленые на груди, а на крыльях и хвосте преимущественно черные, тогда как остальное оперение бурой окраски. У петухов больше черного. Наследование дикой окраски изучено мало, однако результаты исследований указывают на то, что черно-коричневая окраска определяется лишь одним геном.

Сцепленные с полом гены окраски и рисунка

Как уже вкратце упоминалось, полосатость плимутроков обусловлена одним, сцепленным с полом, доминантным геном. У петухов в отличие от кур полосы более широкие и четкие, так как первые имеют два задатка полосатости, а вторые — только один. Петушков можно отличить от курочек сразу же после вывода по несколько большему светлому пятну на затылке.

Наличие сцепленных с полом генов позволяет проводить так называемые сцепленные с полом скрещивания. Так, при скрещивании одноцветного петуха с полосатой курицей женское потомство будет одноцветным, а мужское — полосатым (см. рис. 21).

Задаток золотистости и серебристости тоже сцеплен с полом. Рецессивный фактор золотистости (s) встречается у всех красных и желтых экземпляров, но в скрытом виде может встречаться у черных и рецессивно белых пород. Некоторые породы кур с черным рисунком, например светлая суссекская, несут фактор серебристости (S). Третья пара задатков, которая обуславливает коричневый или светлый пух у цыплят, также находится в X-хромосоме. Если имеет место доминирование, то получается светлая окраска.



Рис. 51. Куры с разными типами окраски оперения: узорчатой (слева), пятнистой (в центре) и крапчатой (справа).



Рис. 52. Некоторые типы рисунка пера у кур:
1 — с продольной полосатостью; 2 — с поперечной полосатостью; 3 — пятнисто-полосатый; 4 — узорчатый и 5 — крапчатый.

И н д е й к и

Дикая мексиканская индейка имеет однородную черную окраску, но в Северной Америке встречаются также дикие индейки бронзовой окраски. Все культурные породы индеек происходят от этих двух типов, причем тип окраски является одним из основных породных признаков.

Черное, коричневое и красное оперения

Согласно исследованиям Робертсона, Борена и Уоррена (1943), черная окраска оперения, служащая породным признаком у индеек, особенно популярных в Англии и Франции, определяется одним доминантным аутосомным геном *B*. От скрещивания черных и бронзовых индеек получается почти одноцветное черное потомство. У бронзовых индеек (рис. 53) большая часть перьевого покрова имеет матово-черную окраску, но перья поясницы и хвоста отличаются более светлым медным оттенком. Особи, гомо- или гемизиготные по сцепленному с полом рецессивному гену *n*, отличаются тем, что медно-коричневая окраска спины и хвоста бронзовых индеек заменяется у них серебристо-серой.

Красные индейки породы бурбон характеризуются темной красно-коричневой окраской. Она определяется одним рецессивным аутосомным геном, который находится не в одном локусе с генами черной и бронзовой окрасок.

Серая окраска обуславливается, по Асмундсену (1945), двумя парами аутосомных генов — доминантным и рецессивным.



Рис. 53. Бронзовая (сверху) и белтсвиллская индейки (снизу).



Рис. 52. Некоторые типы рисунка пера у кур:
 1 — с продольной полосатостью; 2 — с поперечной полосатостью; 3 — пятнисто-полосатый; 4 — узорчатый и 5 — крапчатый.

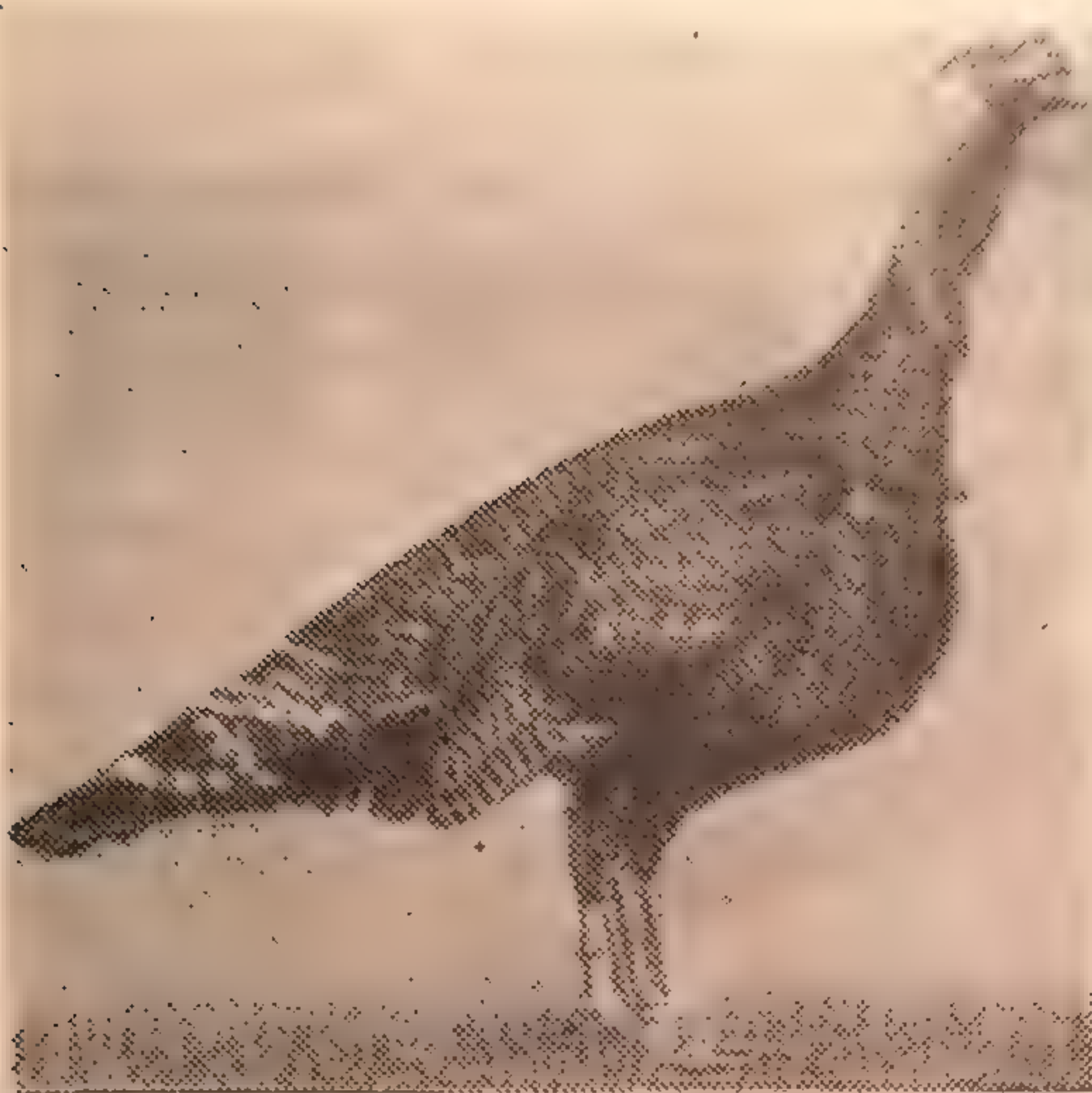
И н д е й к и

Индийская мексиканская индейка имеет однородную черную окраску. В Южной Америке встречаются также дикие индейки бронзовой окраски. Культурные породы индеек происходят от этих двух типов, причем черная окраска является одним из основных породных признаков.

Черное, коричневое и красное оперения

Согласно исследованиям Робертсона, Борена и Уоррена, черная окраска оперения, служащая породным признаком у индеек, особенно популярных в Англии и Франции.

Согласно исследованиям Робертсона. Г. (1943), черная окраска оперения, служащая покров



ек, особенно попу-
ции, определяют
аутосомным геном
ных и бронзовых
одноцветное черно
индеек (рис. 53)
покрова имеет ма
перья поясницы и
светлым медным от
гемизиготные по си
сивному гену *n*, от
коричневая окраск
зовых индеек заме
серой.

Красные инде
рактизуются тем
окраской. Она опр
сивным аутосомным
дится не в одном
и бронзовой окраск

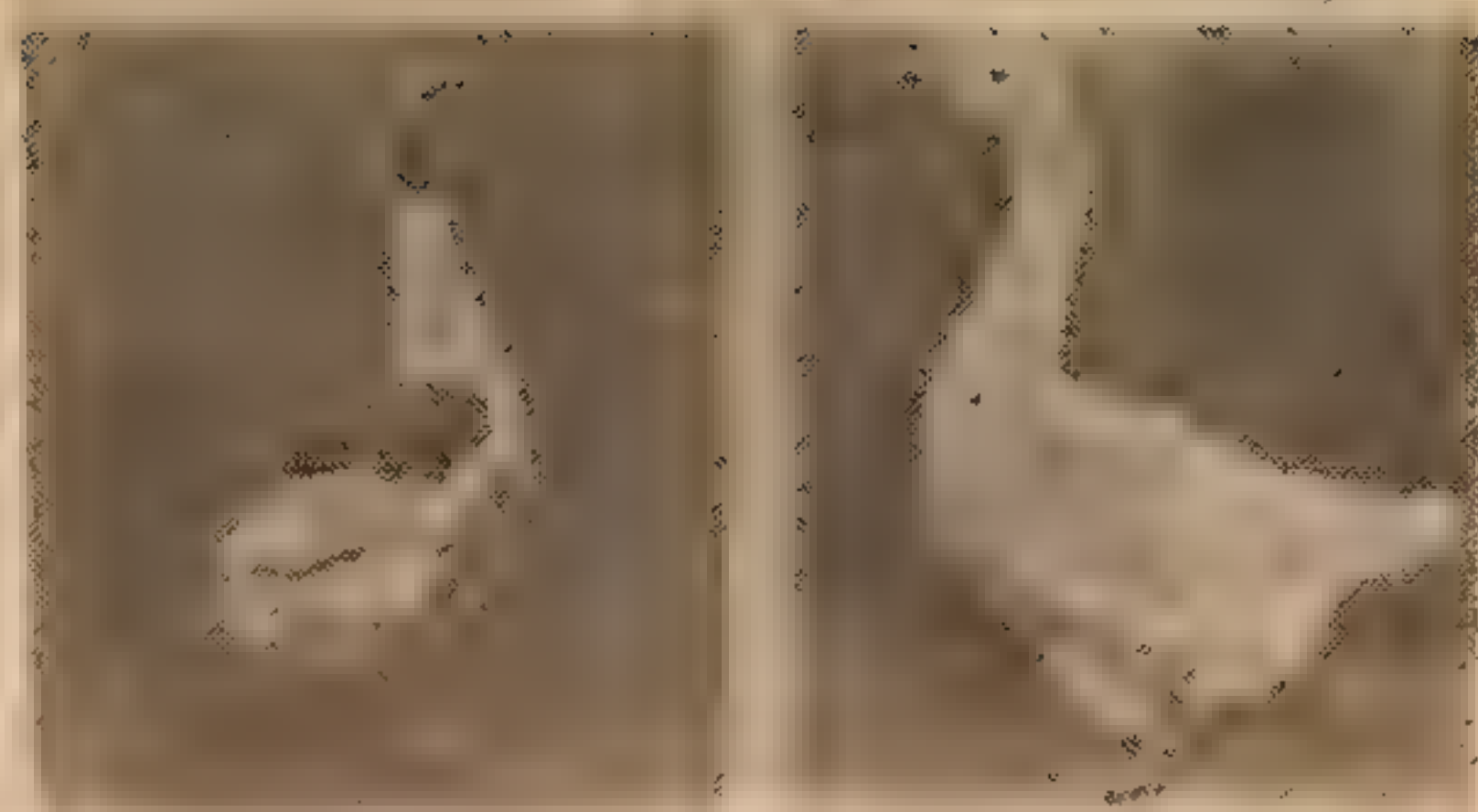
Серая окраска
Асмундсену
аутосомных генов —
сивным.

Рис. 53. Бронзовая
индей

Белое оперение

У индеек встречается два типа альбинизма — полный и неполный. У неполных альбиносов перьевой покров белый, но глаза пигментированы, имеется также некоторое количество пигмента в отдельных перьях.

Полный альбинизм обуславливается одним рецессивным, сцепленным с полом сублетальным геном, а неполный, например белая белтсвилская индейка (см. рис. 53), — одним рецессивным аутосомным геном.



Гуси и утки

На гусях и утках было проведено очень мало опытов по изучению генетики окраски, поэтому точными данными о наследовании многих типов окраски мы не располагаем.

Белая окраска некоторых пород гусей, например итальянской породы, обуславливается одним сцепленным с полом неполнодоминантным геном. Олсон (1953) установил, что от скрещивания серо-белых гусак шоненской и тулузской пород с гусынями итальянской породы все женское потомство имеет окраску отцов, а мужское — белую или светло-серую окраску (рис. 54). Сходные результаты получены в исследованиях немецких авторов. Напротив, по Джерому (1953), белая окраска китайских гусей должна быть обусловлена одним рецессивным аутосомным геном.

Олсон (1953) нашел также, что в скрещивании между тулузскими гусями, у которых сильно развита серая окраска, и породой шонен, где больше белого цвета, доминирует первый тип.

Среди уток особенно тщательно была изучена так называемая мускусная утка, происходящая из Южной Америки. Тейбл (1954) показал, что черная окраска дикой формы обусловлена одним геном, неполностью доминантным над геном белой окраски. Белые экземпляры имеют пигментированные глаза. Кроме того, известны еще три типа альбинизма.

Полосатость определяется одним геном, рецессивным по отношению к дикому типу окраски. Наконец, серо-голубая окраска вызывается гетерозиготностью по генам, каждый из которых в отдельности обуславливает черную окраску.



Рис. 54. Сцепленное с полом наследование при скрещивании гусынь итальянской породы с гусакami породы шонен. В F_1 мужские особи почти сплошь белые, женские — с темными пятнами (по Олсону, 1953).

ЛИТЕРАТУРА

- Asmundson V. S., A triple-allele series and plumage colour in turkeys, *Genetics*, 30, 305—322, 1945.
Baldwin C. S., Gilmore L. O., Fechheimer V. S., Inheritance of black hair patterns in cattle lacking the extension factor for black (E), *J Blackish Dairy Sci.*, 37, 1368—1375, 1954.

ие

тся два типа
неполный.
ов перьевой
аза пигмен-
же некото-
та в отдель-

зм обуслов-
ивным, сцеп-
ублетальным
например бе-
ндейка (см.
рецессивным

т к и

к было прове-
тов по изуче-
ски, поэтому
наследовании
и мы не рас-

некоторых по-
итальянской
ается одним
неполнодоми-
п с о и (1953)
скрещивания
шоненской и
сынями италья-
кенское потом-

отцов, а мужское — белую или светло-серую окраску
результаты получены в исследованиях немецких авто-
Д ж е р о м у (1953), белая окраска китайских гусей

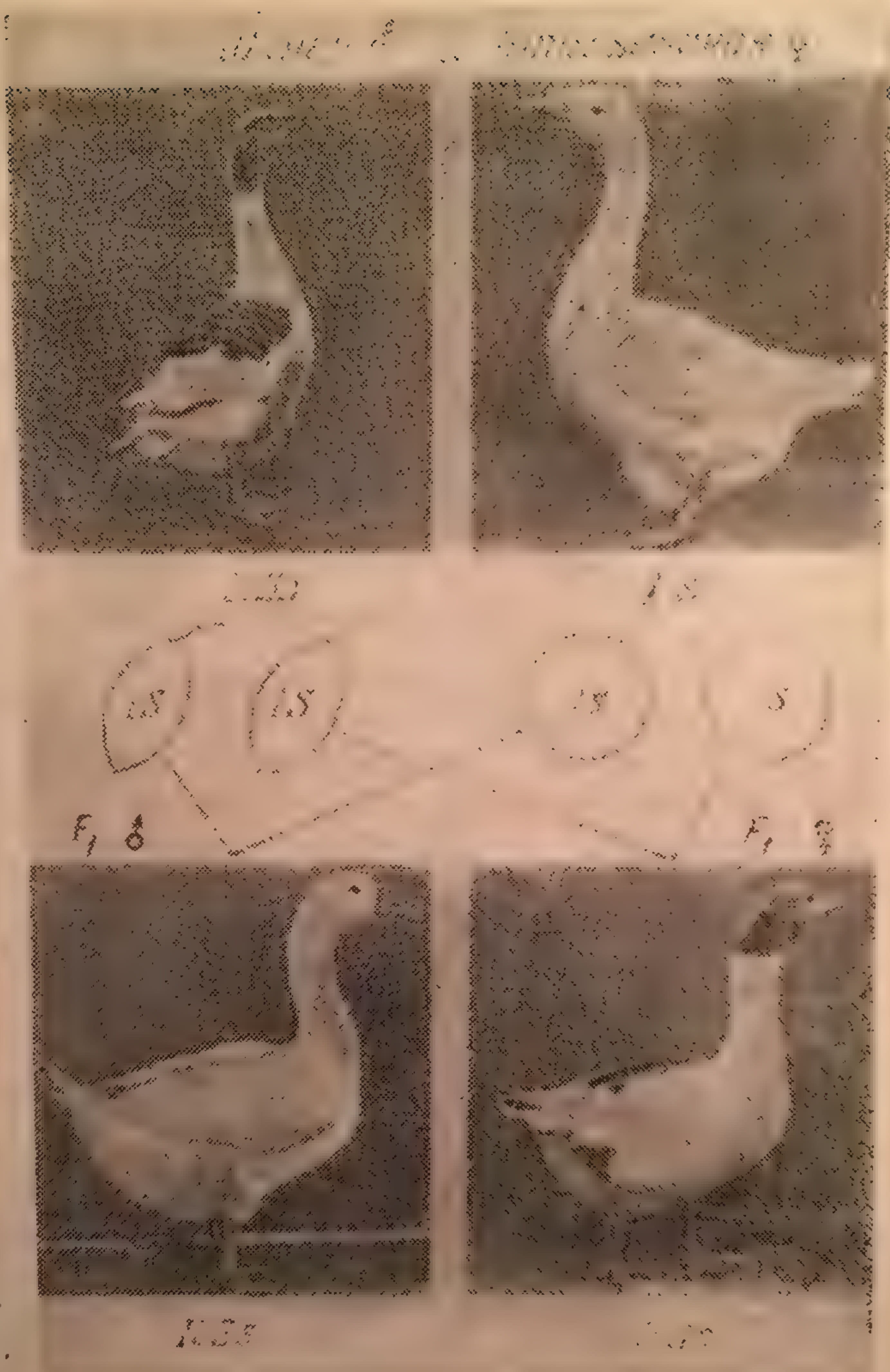


Рис. 54. Сцепленное с полом наследование при скрещивании гусынь итальянской породы с гусаками породы шонен. В F_1 мужские особи почти сплошь белые, женские — с темными пятнами (по О л с о н у, 1953).

- Berge S., Inheritance of dun, brown and brindle colour in cattle, *Heredity*, 3, 195—204, 1949.
- Berge S., Gråfaktoren sin verknad på brunt och brandet hos storfe, *Tidskr. f. Det Norske Landbruk*, 4, 58—67, 1956.
- Bogart R., Ibsen H. L., The relation of hair and skin pigmentation to colour inheritance in cattle, with some notes on guinea-pig hair pigmentation, *J. Genetics*, 35, 31—59, 1937.
- Bonikowsky H., Untersuchungen über die Morphologie und Vererbung verschiedener Merkmale beim Karakulschaf, *Kuhn Archiv*, 36, 1—99, 1935.
- Briquet R., Lush J. L., Heritability of amount of spotting in Holstein-Friesian Cattle, *J. Heredity*, 31, 253—256, 1947.
- Bushnell H. O., Inheritance of coat colour in swine, *J. Heredity*, 39, 123—128, 1943.
- Butz H., Heinmüller W., Beobachtungen über das Verhalten verschiedener pigmentierter Rinderrassen bei Kreuzung bzw. Rückkreuzung, *Z. Züchtung, B. Tierzüchtung u. Zücht. biol.*, 38, 131—152, 1937.
- Castle W. E., Coat colour inheritance in horses and in other mammals, *Genetics*, 39, 35—44, 1954.
- Castle W. E., Moore L., Mutation of mink under domestication, *J. Heredity*, 37, 137—145, 1946.
- Cole L. J., Johansson I., Inheritance in crosses of Jersey and Holstein-Friesian with Aberdeen-Angus cattle. II. Colour and white spotting, *Amer. Nat.*, 82, 202—233, 1948.
- Deakin A., Identical cattle twins and causes of spotted patterns, Westboro, Ontario, Canada, 1944.
- Gilmore L. O., Petersen W. E., Fitch J. B., Gene-interactions in cattle crosses, *J. Heredity*, 33, 451—453, 1942.
- Hetzer H. O., I. General survey of major colour variations in swine, *J. Heredity*, 36, 121—128, 1945.
- Hetzer H. O., VII. Results of Landrace by Hampshire crosses, *J. Heredity*, 39, 123—128, 1948.
- Hildeman S. E., Resultatet av korsning mellan rödkullor och fjällras inom S. K. B. Särtryck ur S. K. B., *Föreningens tidskrift*, 1950.
- Ibsen H. K., Cattle inheritance. I. Colour Genetics, 18, 441—480, 1933.
- Jerome J., Colour inheritance in geese and its application to goose breeding, *Poultry Sci.*, 32, 159—165, 1953.
- Johansson I., Om minkens färgmutationer, *Våra Pälsdjur*, 26, 338—344, 1955.
- Kosswig C., Die Vererbung von Farbe und Zeichnung bei Nagetieren, *Z. f. Tierzüchtung*, 5, 101—129, 1925.
- Kosswig C., Ossent H. P., Die Vererbung der Haarfarben beim Schwein, *Z. Züchtung, B. Tierzüchtung u. Zücht. biol.*, 22, 297—381, 1931.
- Olson N., Some hereditary characters in geese, *Ann. der Kgl. Landw. Hochschule Schwedens*, 20, 139—150, 1953.
- Petersen W. E., Gilmore L. O., Fitch J. B., Albinism in cattle, *J. Heredity*, 35, 135—144, 1944.
- Reed S. C., Determination of hair pigments. III. Proof that expression of the black-and-tan gene is independent upon tissue organization, *J. Exp. Zool.*, 79, 337—346, 1938.
- Roberts J. A. F., VI. The genetic constitution of the wild mufloon, *J. Genetics*, 25, 1—16, 1932.
- Roberts J. A. F., White R. G., Colour inheritance in sheep. IV. White colour, recessive black colour, recessive brown colour, badgerface pattern and reversed badgerface pattern, *J. Genetics*, 22, 165—180, 1930.
- Robertson W. R. B., Bohren B. B., Warren D. C., The inheritance of plumage colour in the turkey, *J. Hered.*, 34, 246—256, 1943.
- Russell L. R., Russell W. L., A study of the physiological genetics of coat colour in the mouse by means of the dopa reaction in frozen sections of skin, *Genetics*, 33, 237—262, 1948.
- Schmidt J., Lauprecht E., Beitrag zur Vererbung der Schweinefarben, *Züchtungskunde*, 11, 1—21, 1936.
- Smith S. E., Whitaker C. H., Davids I. F., Noble P. V., The inheritance of three coat colour mutation in ranch-raised mink, *J. Heredity*, 32, 173—176, 1941.
- Taibel A. M., Blue-gray-slate coloured plumage of the moscovy duck (*Cairina Moschata* Domestica L.) and its genetic value, *Ann. Sper. Agr.*, 8, 1795—1801, 1954.
- Treese J. M., Gilmore L. O., Laird R., Fechheimer N. S., The amount of pigmented body area in spotted cattle as associated with head pattern and as influenced by sex, *J. Dairy Sci.*, 39, 933—934, 1956.
- Wright S., Colour inheritance in mammals. Coat colour of all mammals, *J. Heredity*, 8, 224—235; The guinea pig, *J. Heredity*, 8, 476—480; Cattle, *J. Heredity*, 8, 521—527; The horse, *J. Heredity*, 8, 561—564, 1917.
- Wright S., Colour inheritance in mammals. Swine, *J. Heredity*, 9, 33—38, 1918.

ГЛАВА ПЯТАЯ

Группы крови

Доц. д-р И. Рендель

Институт генетики домашних животных Королевской
сельскохозяйственной высшей школы Швеции, Уппсала

В 1900 г. Ландштейнер открыл группы крови *A*, *B*, *O* у человека. Спустя несколько лет двое его учеников нашли четвертую, реже встречающуюся, группу *AB*. За открытием этих четырех групп крови, называемых группами Ландштейнера, последовало открытие большого числа других групп крови, которые, так же как и первые четыре группы, оказались определяемыми генетически (см. Винер [93], Рейс и Сенджер [69]).

Вскоре изучение групп крови было начато и у животных. Уже в 1900 г. Эрлих и Моргенрот обнаружили индивидуальное различие в группах крови у коз. Для получения необходимых антисывороток кровь одного животного стали переливать другому — метод, который получил широкое применение, в особенности при изучении групп крови у животных, а за последнее время и у человека. Ирвинс соотр. при исследованиях групп крови у голубей, кур, овец и крупного рогатого скота воспользовались модифицированной методикой Эрлиха — Моргенрота. Эти исследования дали целый ряд чрезвычайно интересных результатов, во многих случаях уже получивших практическое признание.

По аналогии с термином биохимия и иммунохимия Ирвинс ввел понятие **иммуногенетика** для генетических исследований, основывающихся на иммунологической методике. Группы крови оказались весьма удобным объектом для этих исследований. Все они, за исключением некоторых, хорошо идентифицируются уже у новорожденных и, кроме того, не изменяются под влиянием условий внешней среды.

I. Определения и методика

Антиген обычно определяют как вещество, которое при введении его в животный организм обладает способностью вызывать у последнего образование антител. Предполагают, что антиген может реагировать тем или иным образом с образовавшимися антителами.

Антитела состоят из белков γ -фракции глобулинов сыворотки. Определенного типа антитела могут частично встречаться в сыворотке особи при нормальных условиях, или же они образуются лишь после иммунизации против определенного антигена. Антитела, положенные в основу подразделения крови человека на четыре ландштейнеровские группы, служат примером нормально встречающихся антител. Особи нулевой группы содержат как анти-*A*, так и анти-*B*, тогда как кровь *A* содержит только анти-*B*, а кровь *B* — только анти-*A*. Особи группы *AB* не имеют ни анти-*A*, ни анти-*B*. У животных также встречаются нормальные антисыворотки, хотя и менее регулярно, чем у человека.

При иммунизации образуются изо- и гетероиммунные сыворотки. Изоиммунные сыворотки образуются при переливании крови животным одного и того же вида. Для получения гетероиммунных сывороток используют животных двух различных видов.

На рисунке 55, взятом из работы Стормонта и Камли (1943), воспроизводится схема получения реагентов групп крови крупного рогатого скота по методу имму-

низации. Примерно 25—50 мл цитратной крови одной коровы переливают другой один или два раза в неделю. При этом можно ожидать, что реципиент образует антитела против антигенных факторов, которые содержатся в эритроцитах донора, но отсутствуют у реципиента. Очевидно, реципиент образует антитела против факторов *B* и *C* донора. Как только образуется сильная антисыворотка, у реципиента берут около 3 л крови и выделяют из нее антисыворотку. В описанном случае сыворотка [содержит 2 типа антител.

Однако после абсорбции (подробное описание см. на рис. 55) можно удалить одно из антител и таким образом получить антисыворотку, содержащую только один тип антител. Тогда получают так называемый реагент на группу крови. Реакция между антигенами, находящимися на поверхности эритроцитов, и направленными против них антителами приводит к агглютинации. Так происходит, например, у человека. У крупного рогатого скота, наоборот, для того чтобы произошло свертывание

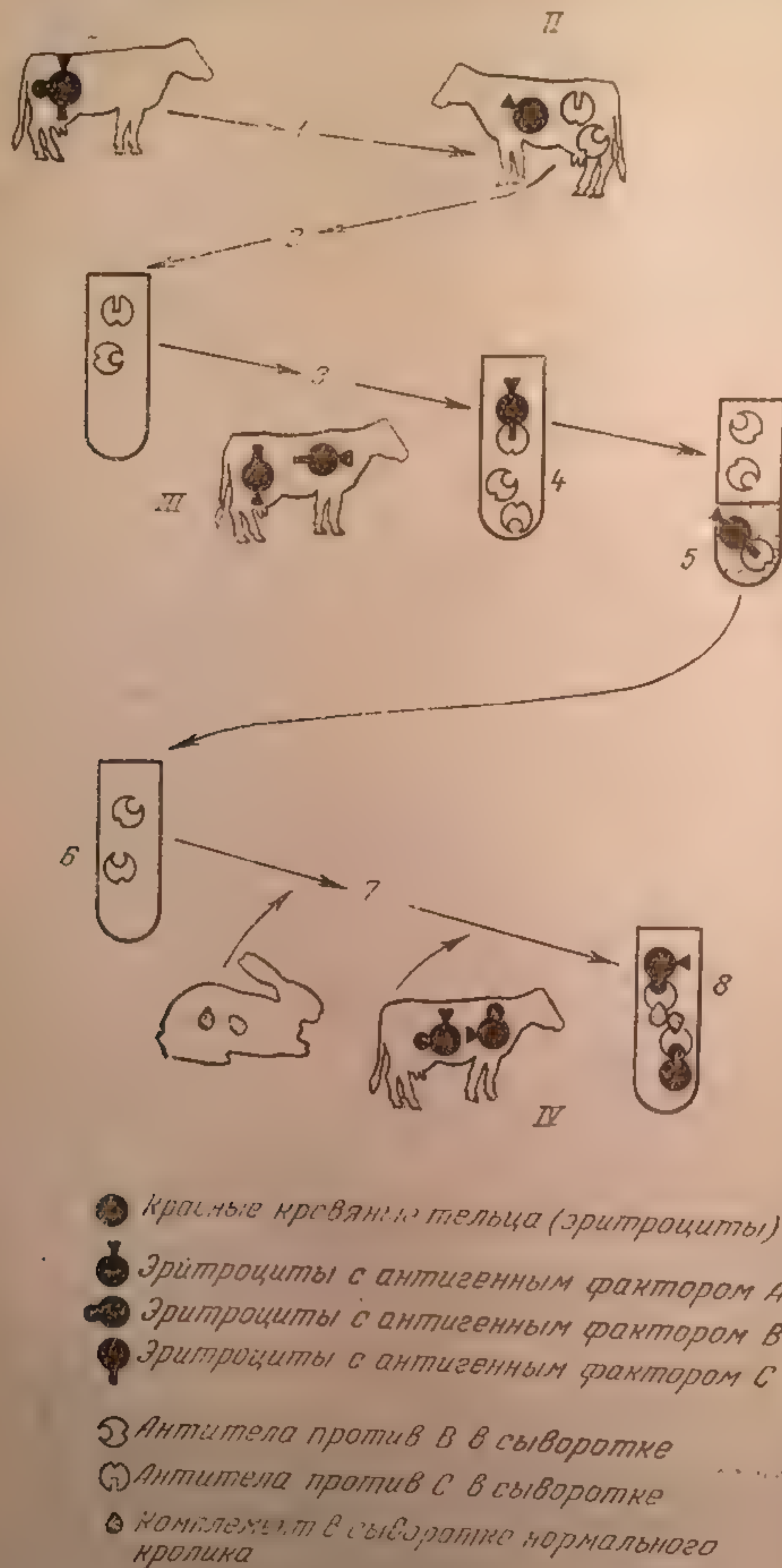


Рис. 55. Пути получения иммунной сыворотки и выявление определенного антигенного фактора (схема) (по Стормонту и Камли, 1943):

I — корова с антигенными факторами *A*, *B* и *C*; *II* — корова, имеющая только антигенный фактор *A*. 1 — введение эритроцитов от коровы *I* корове *II*, которая вырабатывает антитела против факторов *B* и *C*. Так как реципиент имеет фактор *A*, он не образует антител против *A*; 2 — кровь, взятая от коровы *II*, дает сыворотку с антителами против *B* и *C*; 3 — добавляются эритроциты, взятые от тех коров (*III*), которые имеют антигенный фактор *C* (но не *B*); 4 — специфические для антигенного фактора *C* антитела связываются эритроцитами; 5 — после центрифугирования все форменные элементы крови отделяются, а в сыворотке остаются только антитела против *B*; 6 — испытательная сыворотка (или реагент) только против *B*; 7 — здесь смешиваются: испытательная сыворотка, форменные элементы крови с антигенным фактором *B* (корова *IV*) и свежая сыворотка кролика, содержащая так называемый комплемент; 8 — реакция между антителами *B* и форменными элементами крови приводит к растворению последних (гемолиз).

крови, необходимо, кроме специфического соединения между антителами и антигенами, присутствие термолабильного, похожего на комплемент фактора, который содержится в свежей сыворотке крови. Этот тип реакции обычно называют конгломинацией. При изучении группы крови крупного рогатого скота по методике, разработанной в Висконсинском университете (США), использовали третий тип реакции — гемолиз. Применяемые антисыворотки нагревают до 57°, вследствие чего реакция конгломинации сыворотку кролика, которая содержит так называемый комплемент, то сенсibilizированные к антителам эритроциты растворяются (гемолизуются). При этом освобождается гемоглобин и жидкость приобретает красную окраску.

или два раза в неделю. При этом можно ожидать, что реципиент образует антитела против антигенных факторов, которые содержатся в эритроцитах донора, но отсутствуют у реципиента. Очевидно, реципиент образует антитела против факторов *B* и *C* донора. Как только образуется сильная антисыворотка, у реципиента берут около 3 л крови и выделяют из нее антисыворотку. В описанном случае сыворотка [содержит 2 типа антител.

Однако после абсорбции (подробное описание см. на рис. 55) можно удалить одно из антител и таким образом получить антисыворотку, содержащую только один тип антител. Тогда получают так называемый реагент на группу крови. Реакция между антигенами, находящимися на поверхности эритроцитов, и направленными против них антителами приводит к агглютинации. Так происходит, например, у человека. У крупного рогатого скота, наоборот, для того чтобы произошло свертывание

Рис. 55. Пути получения иммунной сыворотки и выявление определенного антигенного фактора (схема) (по Стормонту и Камли, 1943):

I — корова с антигенными факторами *A*, *B* и *C*; *II* — корова, имеющая только антигенный фактор *A*. 1 — введение эритроцитов от коровы *I* корове *II*, которая вырабатывает антитела против факторов *B* и *C*. Так как реципиент имеет фактор *A*, он не образует антител против *A*; 2 — кровь, взятая от коровы *II*, дает сыворотку с антителами против *B* и *C*; 3 — добавляются эритроциты, взятые от тех коров (*III*), которые имеют антигенный фактор *C* (но не *B*); 4 — специфические для антигенного фактора *C* антитела связываются эритроцитами; 5 — после центрифугирования все форменные элементы крови отделяются, а в сыворотке остаются только антитела против *B*; 6 — испытательная сыворотка (или реагент) только против *B*; 7 — здесь смешиваются: испытательная сыворотка, форменные элементы крови с антигенным фактором *B* (корова *IV*) и свежая сыворотка кролика, содержащая так называемый комплемент; 8 — реакция между антителами *B* и форменными элементами крови приводит к растворению последних (гемолиз).

- Красные кровяные тельца (эритроциты)
- Эритроциты с антигенным фактором *A*
- Эритроциты с антигенным фактором *B*
- Эритроциты с антигенным фактором *C*
- ⊗ Антитела против *B* в сыворотке
- ⊗ Антитела против *C* в сыворотке
- ⊗ Комплемент в сыворотке нормального кролика

крови, необходимо, кроме специфического соединения между антителами и антигенами, присутствие термолabile, похожего на комплемент фактора, который содержится в сыворотке крови. Этот тип реакции об-

Быстрое развитие учения о группах крови (в особенности у крупного рогатого скота) за последние десять лет потребовало точной терминологии. В настоящей статье используется терминология, разработанная Стормонтом и др. (1951). В соответствии с этим структуры на кровяных тельцах, реагирующие с реагентами групп крови, называются факторами крови или антигенными факторами. Термины антиген, или группа крови, являются синонимами и обозначают наследственно обусловленные единицы с одним или несколькими антигенными факторами. Так, у крупного рогатого скота встречаются гены (например, GYE_1 или $BO_3YA'E_3$), которые обуславливают определенные комбинации антигенных факторов.

Эти комплексы наследуются как целое, и их называют группой крови или антигеном. С другой стороны, у крупного рогатого скота имеется ген, обуславливающий единичный фактор B . В этом последнем случае определяемая геном единица B является антигеном. Напротив, в комплексе $BO_3YA'E_3$ B — только интегрирующая составная часть определяемой геном единицы и, следовательно, фактор группы крови. Во многих случаях антигены обладают только одной антигенной специфичностью, вследствие чего между антигенным фактором и антигеном нередко ставят знак равенства.

Тип крови, или антигенная формула, представляет собой сумму факторов групп крови, носителем которых является некий индивидуум.

II. Группы крови у различных видов домашних животных

Лошадь

Изучение групп крови у лошадей ограничивалось главным образом использованием естественных антител из сывороток крови некоторых особей. Хирцфельд и Пржесмыцкий делят кровь лошадей на 4 группы — A , B , AB и O . Шермер и Кемпфер (1933) удалось идентифицировать еще четыре антигенных фактора, кроме A и B . Что касается групп A и B , то здесь правило Ландштейнера о взаимоисключающей связи между наличием антител и антигенов, по-видимому, сохраняет свою силу. Однако антитела против других факторов крови встречаются только случайно. Несмотря на серологическое сходство между системами ABO у человека и лошади, Кемпфер сумел показать, что гены, определяющие антигены A и B , у лошадей неаллельны. Все шесть антигенных факторов определяются, по-видимому, генами, находящимися в различных локусах.

Эйквему и др. (1956) удалось выделить у мулов 11 антигенных факторов (от A до K), один из которых встречается, по-видимому, только у ослов, а остальные 10 обнаруживаются у лошадей. Каждый фактор определяется доминантными генами, расположенными в различных локусах и в большинстве случаев являющимися независимыми. Однако факторы A и F были генетически связаны. Весьма вероятно, что некоторые из антигенных факторов, открытые, с одной стороны, Шермером и Кемпфером, а с другой — Эйквемом и др., идентичны. Более точной связи между этими двумя системами нам не суждено узнать, так как работа Шермера и др. во время последней войны была уничтожена.

Крупный рогатый скот

Исследование групп крови у крупного рогатого скота шло по двум различным направлениям. Одно из них, начатое в 1913 г. Фишбейном, касалось только конглютинации и естественно встречающихся антител, тогда как другое заключалось в исследовании и дальнейшем совершенствовании иммунизационно-абсорбционной методики, разработанной Эрлихом и Моргенротом.

В конце 1920 г. американский ученый Литтл показал в своих исследованиях, что с помощью нормальных изосывороток кровь крупного рогатого скота можно разделить не менее чем на три различные группы — A_0 , O_a , O_0 , где a означает наличие антител против антигена A . Шермер, Отте и Толле из Гёттингенского университета посредством нормально встре-

чающихся антител открыли 8 различных факторов крови, обозначенных *A, B, C, D, E, F, G* и *X*. Согласно исследованиям Толле и Урба-шека (1956), факторы *A, B, C* и *E* наследуются как доминантные факторы. Тем не менее гены, обуславливающие факторы крови *A* и *E*, по-видимому, тесно сцеплены.

Группа американских исследователей в Висконсинском университете (Фергюсон, Ирвин, Оуэн и Стормонт) в период 1941-1952 гг. доказала наличие 40 различных антигенных факторов на эритроцитах крупного рогатого скота. Все реагенты, за исключением одного, были получены путем иммунизации крупного рогатого скота и кроликов. Антигенные факторы обозначались по мере их открытия буквами алфавита *A, B, C, F... Z, A', D'..... Z'*. Скандинавские ученые Бренд, Неймани-Сёренсен и Рендель и американские — Стормонт и Стон дополнили этот список новыми открытиями. Таким образом, число факторов крови, обнаруженных до сих пор с помощью иммунизационно-абсорбционной методики, намного превышает 50.

Число пар хромосом у крупного рогатого скота равно 30. Из этого вскоре стало ясно, что некоторые из антигенных факторов должны быть генетически сцеплены. По поводу первого случая такой связи уже сообщал Фергюсон (1941), который нашел, что все животные — носители фактора *E* — непременно имели и фактор *C*, тогда как носители фактора *C* могли иметь или не иметь фактор *E*. Стормонт отмечал, что оба этих серологически родственных антигенных фактора образуют систему подгрупп, подобную системе A_1A_2 у человека. Он предложил поэтому комбинацию *CE* обозначить C_1 , а *C* без *E* — C_2 . Одновременно с этим Стормонт сообщил о наличии шести других аналогичных систем подгрупп.

Наиболее значительным успехом генетики групп крови крупного рогатого скота было открытие Стормонта, сделанное им совместно с другими авторами в 1951 г. После тщательных опытов, проведенных на распространенных линиях быков, ему удалось доказать, что не менее 21 из 38 исследованных им антигенных факторов определяются множественными аллелями одного *B*-локуса. Семь факторов относятся к другой комплексной системе — системе *C*, а остальные 10 факторов, за исключением крайне редко встречающегося Z' , не принадлежали ни к *B* ни к *C*-системам. Аллели из этих двух локусов определяют антигены, характеризующиеся различным числом антигенных свойств. Таким образом, некоторые аллели в локусе *B* дают начало антигенам, которые взаимодействуют только с одним реагентом, например *B* или *C*, в то время как другие аллели определяют антигены, несущие несколько свойств и взаимодействующие поэтому с целым рядом различных реагентов, например с реагентами *B, O_3, Y, A'* и E'_3 . В этом последнем случае каждый фактор является лишь неотъемлемой частью сложного антигена. Эти факторы встречаются во многих различных, генетически обусловленных сочетаниях. Стормонт с сотр. обнаружили не менее 90 аллелей в сериях *B* и 24 аллели в сериях *C*, которые дают подобные комбинации факторов. Вследствие того что локус *B* представляет большой интерес с точки зрения генетики, ему уделялось особое внимание во многих исследованиях. О новых аллелях локуса *B* сообщили Неймани-Сёренсен (1956) и Рендель (1956). Ссылаясь на неопубликованные данные Бренда и Стормонта, можно сказать, что число различных аллелей в локусе *B* достигает, по-видимому, 150. Вследствие большого числа аллелей возник вопрос, нет ли здесь вместо одного локуса сегмента хромосомы с целым рядом тесно сцепленных локусов, что согласуется с одним из объяснений Фишера, предложенных им в отношении генетики сходной, хотя и менее сложной *Rh*-системы у человека (Рейс и Сенджер, [69]). Во всяком случае, определенных доказательств, подтверждающих эту точку зрения, еще не получено.

До настоящего времени идентифицировано 10, а возможно и 12 различных локусов, которые управляют антигенной структурой эритроцитов круп-

ного рогатого скота. Некоторые из этих локусов определяют только присутствие или отсутствие одного антигенного фактора, например локусы D , L , Z и H' . Локус FV несет две альтернативные аллели, одна из которых FF определяет антиген F , а другая FV — антиген V . Поэтому возможно наличие трех классов крупного рогатого скота: гомозиготных $FFFF$ и $FVFV$ и одного гетерозиготного $FFFV$. Таким образом, генетически эта система очень сходна с MN -системой человека.

Три локуса AN , SU и J несут множественные аллели. Система AN содержит четыре аллели A^A , A^H , A^{AN} и A^a (A и H отсутствуют), а SU -система — пять. J -система, изучавшаяся главным образом Стоуном и Стормонтом, представляет особый интерес. J -антиген можно обнаружить только с помощью естественно встречающихся антител, а сыворотки особей из группы J содержат J -вещество в растворенной форме. Оно встречается в сыворотке новорожденных телят группы J , но отсутствует на их эритроцитах: там оно появляется лишь тогда, когда телята достигнут возраста одной или нескольких недель. Путем инкубирования J -отрицательных (то есть не содержащих антиген J) эритроцитов в плазме, содержащей J -вещество, Стормонту удалось превратить их в J -положительные. Нейман и Сёрсен и др. (1954) показали, что между факторами J у крупного рогатого скота и A человека существует родство. Факторы M и Z' определяются, по-видимому, генами, расположенными в двух различных локусах.

Таким образом, группы крови у крупного рогатого скота исследовались очень тщательно. Полученные результаты имеют и теоретическое и практическое значение. О практическом значении мы будем говорить в другом разделе. Однако, прежде чем закончить теоретическое обсуждение, упомянем, что Рендель и др. (1957) сравнили естественные сыворотки, которыми пользовались ученые в Гёттингенском университете, с дубликатами 40 реагентов, приготовленных группой висконсинских исследователей. Как и следовало ожидать, висконсинский J -реагент, который представляет собой естественно встречающуюся антисыворотку, оказался аналогичным наиболее распространенной антисыворотке Шермера и др. под названием A . Далее удалось установить, что все остальные естественные сыворотки, за исключением одной анти- F , также оказались параллельными висконсинским реагентам. Так, естественные сыворотки A , B , C , D , G и X были идентичны висконсинским реагентам J , A , V , M , G , F , в то время как нормальный E -реагент оказался ближе всего необычно сильному анти- J -фактору. Интересно отметить, что исследования группы крови крупного рогатого скота при помощи двух различных методик с применением нормальных сывороток и при помощи иммунизационно-абсорбционной методики дали по существу одни и те же результаты. Однако при помощи последней методики оказалось возможным обнаружить значительно большее число антигенных факторов.

Овцы

С группами крови у овец было проведено немного исследований, и они в основном ограничивались изучением антигенных факторов, которые можно обнаружить при помощи нормально встречающихся антител. Бялушкина и Качковский сообщили о наличии одного антигенного фактора, который обнаруживается при помощи антител, содержащихся в сыворотке некоторых овец, где этот фактор отсутствует. Икас (1949), изучавший, очевидно, тот же антигенный фактор, назвал его фактором R . На эритроцитах ягнят моложе трех недель этот фактор не появляется. Однако сыворотка этих ягнят уже при их рождении содержит R -вещество в растворенной форме. Рендель и др. (1954) показали, что R -отрицательные эритроциты могут быть превращены в R -положительные после инкубации их в сыворотках особей из группы R . Поэтому они предположили, что

R-вещество пассивно извлекается эритроцитами из окружающей плазмы. Таким образом, между развитием признаков *R* у овец и *J* у крупного рогатого скота имеется поразительное сходство. Нейманн-Сёренсен и др. обнаружили определенную серологическую связь между этими двумя антигенами.

Стормонт открыл естественно встречающиеся в некоторых сыворотках крупного рогатого скота антитела, которые после абсорбции видовых антител избирательно реагировали с кровью всех овец, у которых отсутствовал фактор *R*. Он предположил, что этот новый антиген (названный здесь *r*) определяется геном, рецессивным по отношению к гену фактора *R*. Это предположение, по крайней мере частично, было подтверждено в исследованиях Ренделя и др., которые, однако, нашли дополнительную группу *i* у овец, у которых отсутствовало как вещество *r*, так и вещество *R*. Группа *i* определяется рецессивным геном, подавляющим развитие вещества *R*. Следовательно, скрещивание особей *i* и *r* могло привести к получению потомства группы *R* и создать, таким образом, исключение из общего правила для всех видов, которое гласит, что клеточный антиген присутствует у особи только в том случае, если он встречается либо у одного, либо у обоих родителей.

Антигенные факторы у овец также были открыты при помощи иммунных сывороток. Икас (1949) пользовался изоиммунными сыворотками, в то время как Эйквем и др. (1956) получали антисыворотки после иммунизации коз против крови овец.

Свиньи

Опыты с естественно встречающимися агглютинидами дали возможность разделить свиней на три класса (*Ao*, *Oa* и *Oo*), причем *a* означает антитело против *A* (Шермер и др., 1930). Исследования Шермера и др. указывают на определенную связь между группами *A* у человека и свиней. Эту связь подтвердил Андресен (1957). Недавно Шент-Ивэни и Шабо идентифицировали три дополнительных естественно встречающихся антитела, открыв антигенные факторы *B*, *C* и *D*. Опыты по иммунизации, проведенные Андресеном, показали наличие шести антигенных факторов, которые, по-видимому, определяются доминантными генами. Идентичен ли один из этих факторов тем, которые были открыты Шент-Ивэни и Шабо, еще до сих пор не выяснено.

Куры

Опыты с группами крови у кур были начаты в 1924 г. Ландштейнером и Миллером, которые установили индивидуальные антигенные различия при помощи сыворотки кроликов, иммунизированных против крови кур. Тодд пользовался изоиммунной сывороткой. Этим методом впоследствии успешно воспользовались Брайлс и др. Они открыли большое число антигенных факторов, которые определяются генами четырех различных локусов. Некоторые из этих локусов содержали множественные аллели, которые по аналогии с крупным рогатым скотом определяли антигены, характеризующиеся одним или несколькими антигенными свойствами. Шейнберг пользовался той же методикой, что и Брайлс с сотр., и представил доказательства, свидетельствующие о наличии двух независимых сцепленных групп, несущих гены клеточных антигенов, у домашней курицы с частотой рекомбинаций соответственно 2,6 и 5,4%. Эти данные представляют, по-видимому, один из тех редких случаев, когда речь идет о сцеплении между локусами, определяющими группу крови.

III. Практическое применение

При обсуждении практического значения открытия групп крови у животных мы ограничимся главным образом крупным рогатым скотом и птицей, то есть теми двумя видами животных, которые в настоящее время исследованы наиболее тщательно. Однако те же принципы могут быть применимы в общей форме и к другим видам животных.

Проверка отцовства

Наличие многих факторов крови, открытых у крупного рогатого скота, и большие возможности комбинаций генов, обуславливающих эти факторы, значительно уменьшают вероятность того, что два животных, взятых без выбора, будут иметь одни и тот же тип крови. Пеймани-Сёрсен (1956), который, однако, не учитывал систему *C*, *D* и *M*, определил, что вероятность такого случая для датских джерсейев равна 0,05% и для красного датского скота — 0,39%. Следовательно, путем определения группы крови можно вести довольно эффективный контроль идентичности.

С 1924 г., когда Шифф и Адельсберг впервые использовали группы крови человека для выяснения спорного отцовства, этот метод получил широкое применение в большинстве цивилизованных стран. Кемпфер, работая с группами крови у лошадей, был, вероятно, первым, кто использовал этот метод для проверки отцовства у домашних животных.

В результате очень широкого распространения искусственного осеменения у крупного рогатого скота возникла необходимость в объективном методе проверки отцовства. Организация искусственного осеменения на разных станциях имеет свои особенности, однако очень часто для повторного осеменения коров используют других быков. Во многих случаях по дате отела, который ожидается после такого повторного осеменения, определить отца теленка невозможно. Является ли беременность результатом первого или второго осеменения, будет, конечно, зависеть от времени отела по отношению к срокам осеменений. По предварительным данным Ренделя, около 4—5% отелов, получаемых после осеменения с нормальным интервалом в 21 день, происходят в период, находящийся по времени в пределах естественных вариаций по отношению к срокам обоих осеменений. Этот процент, естественно, возрастает, если интервал между осеменениями будет коротким. Если он меньше 12 дней, то определить отцовство по времени отела практически невозможно.

Значение определения групп крови у крупного рогатого скота для установления спорного отцовства вскоре было оценено авторитетами в области разведения животных в различных странах, и они начали применять этот метод на практике. В связи с этим и в США и странах Европы были созданы лаборатории по исследованию групп крови, которые начали работать по рекомендованной Висконсинским университетом методике. Основное правило для всех случаев определения отцовства с помощью групп крови состоит в том, что те факторы крови, которыми обладает особь, должны быть обнаружены также у одного или обоих родителей. Поэтому, если у теленка предполагаются два возможных отца, надо обращать внимание на те факторы, которые имеются у теленка, но отсутствуют у его матери. Эти факторы должны быть унаследованы от отца, и если у одного из быков отсутствует один или несколько таких факторов, то этого быка можно с уверенностью исключить как отца. Тогда другой бык должен быть признан отцом. Таким образом, определение группы крови служит косвенным доказательством отцовства.

Открытие Стормонтом и соотр. систем группы крови *B*, *FV* и *Z* значительно повысило возможность разрешения вопроса об отцовстве у крупного рогатого скота. По двум последним системам можно дифферен-

цировать гомозигот и гетерозигот, в то время как локус *B* обладает большим числом аллелей, определяющих некоторые комбинации антигенных факторов. Объясним это более подробно на двух примерах, заимствованных из материалов Института генетики домашних животных в Уппсале.

Примеры установления отцовства у крупного рогатого скота путем определения групп крови

| А | | | | |
|------------|-----------|-----------------------|-------------------------|---------------------------|
| Бычок 280 | <i>A/</i> | $BO_3YA'E'_3/$ | $C_1W \quad I \quad I$ | $-S/ \quad Z/-H'$ |
| Корова 107 | $-/-$ | $BO_3YA'E'_3/$ | $C_1W \quad FV \quad J$ | $M/ \quad S/ \quad -/-H'$ |
| Бык 833 | <i>A/</i> | $CYE'_1/$ | $C_1W \quad FV$ | $M' \quad S/ \quad Z/-H'$ |
| Бык 48 | <i>A/</i> | $BO_1YD'/BO_3YA'E'_3$ | $C_2 \quad FFJ$ | $- \quad Z/Z \quad -$ |

| Б | | | | |
|-------------|-----------|--------------------|--|----------------------|
| Телочка 671 | <i>A/</i> | $-/-$ | $C_1WX_3 \quad F/F$ | $S \quad - \quad H'$ |
| Корова 223 | Забита | | | |
| Бык 159 | Забит | | | |
| Бык 290 | $-/-$ | $CO_1Y/E2O_2QJ'K'$ | $C_1W_2X \quad F/V \quad -/- \quad - \quad - \quad -/-S/ \quad Z/-H'/$ | |

В случае А факторы, присутствующие у бычка, но отсутствующие у его матери, могли быть получены от одного из предполагаемых быков. У бычка был фактор *V*, но не было фактора *F*, следовательно, он является гомозиготным по F^VF^V . Бык № 48 имел только фактор *F*, но не имел фактора *V* (он гомозиготен по F^FF^F), и поэтому исключается как отец, тогда как бык № 833 имеет оба эти фактора (*F* и *V*) и, следовательно, может быть отцом данного теленка.

В случае Б имелись только анализы крови самой телочки (№ 671) и одного из ее возможных отцов. Об этом быке было известно, что он гетерозиготен по обоим *B*-аллелям — BO_1Y и $BO_2QK'E^2$. У телки не было ни одного из этих антигенов, следовательно, бык № 290 не мог быть ее отцом. Этот случай интересен еще и с другой точки зрения. Оба быка, № 159 и № 290, были использованы для осеменения с промежутком в 22 дня (в указанной последовательности). Телка № 671 родилась на 18 дней позднее срока, соответствующего первому осеменению, и на 4 дня раньше срока, соответствующего второму осеменению. Однако бык № 290 был исключен в качестве отца, несмотря на близкое соответствие между истинной и ожидаемой на основании времени случки датой отела.

Возможность разрешения вопросов об отцовстве в значительной мере зависит от степени изменчивости типов групп крови в пределах породы. Чем больше вариаций, тем больше шансов на успех. Число решенных случаев составляет от 70 до 90%. При анализе 114 случаев установления отцовства, когда отелы происходили на 3 дня раньше срока, соответствовавшего второму спариванию (стандартная продолжительность беременности 280 дней), канадский ученый Хэмбл нашел, что 78% телят было получено от второго, а 22% — от первого покрытия. Нейманн-Сёренсен и др. в 40% случаев получили сходные данные.

Определение групп крови позволяет контролировать правильность планов племенной работы в отношении происхождения животных. Моустгаард и Нейманн-Сёренсен обнаружили ошибки в установлении происхождения телок на станциях по испытанию быков в Дании. Редель, изучив 394 полные семьи производитель — матка — приплод у шведского красно-пестрого скота, нашел, что в определении происхождения была допущена ошибка примерно в 8% случаев.

Определение групп крови стало очень ценным вспомогательным средством при диагностике моно- или дизиготности близнецов у человека. Двухъяйцевые близнецы не более родственны между собой, чем обычные брат и сестра. Поэтому если исследовать у них факторы крови, относящиеся ко многим различным системам групп крови, то вероятность того, что двухъяйцевые близнецы имеют идентичные типы крови, будет чрезвычайно мала.

К р о н а х е р и сотр., которые были пионерами в экспериментальной работе с близнецами крупного рогатого скота, оценили значение определения групп крови. С помощью естественных антисывороток, реагирующих только с одним фактором, Л о д е м а н н у удалось классифицировать некоторые пары близнецов как двухъяйцевые на основе их различий по этому единственному фактору. О у э н (1945), работавший по Висконсинской методике, нашел, напротив, что большинство пар близнецов, даже разнополые, имеют идентичный тип крови. После тщательных исследований О у э н у удалось доказать, что большинство пар близнецов с идентичным типом крови обладают смесью двух различных типов эритроцитов. Это явление назвали м о з а и ц и з м о м э р и т р о ц и т о в. Имеется, правда, важное исключение из общего правила, гласящего, что большинство двухъяйцевых близнецов должно иметь один и тот же тип крови. Близнецы, которые генетически различались по фактору *J*, остаются и фенотипически различными, даже если им присущ мозаицизм (С т о р м о н т, 1949).

Исследования австрийских ученых К е л л е р а и Т е н д л е р а и их американского коллеги Л и т т л а, проведенные ими около 40 лет тому назад по изучению проблемы стерильности телок из разнополых двоеи, показали, что около 90% близнецов крупного рогатого скота имели в период внутриутробного развития анастомоз кровеносных сосудов. Такая частота очень близко соответствовала той, которую обнаружил О у э н в отношении мозаицизма эритроцитов. Поэтому он предположил, что последнее явление представляет собой результат анастомоза сосудов, который приводит к обмену кровеобразующих клеток у двоеи. Эти клетки обнаруживаются в кровеносных тканях нового хозяина. Такие близнецы в последующие периоды жизни будут производить два различных типа эритроцитов, причем один из них соответствует его собственному генотипу, а другой — генотипу второго близнеца. Вещество *J*, как уже указывалось выше, представляет собой растворимый компонент плазмы крови, которого нет на эритроцитах при рождении. Клетки, дающие начало тканям, производящим вещество *J*, по-видимому, не обмениваются между близнецами. Изученный Л о д е м а н н о м агглютиноген был, по-видимому, идентичен фактору *J*.

Оба типа эритроцитов можно выделить из смеси крови, а их соотношение определить с помощью метода фракционирования гемолиза. Обычно один из типов эритроцитов встречается у обоих близнецов чаще другого. Фактически в некоторых случаях их соотношение настолько смещается, что один из типов эритроцитов бывает трудно установить. С т о у н и П а л м сообщают о двух таких случаях, имевших место при определении происхождения потомства, полученного от одной и той же матери. У телят были обнаружены некоторые факторы *B*, несмотря на то, что эти факторы отсутствовали у их предполагаемых родителей. После тщательно повторенных исследований было установлено, что мать происходила из двойни и обладала смесью крови. Однако тип эритроцитов, соответствовавший генотипу матери, был сильно смещен и составлял лишь 15% общего количества эритроцитов. Поэтому к случаям выяснения отцовства следует подходить с особой тщательностью, если родители происходят из двоеи.

Мозаицизм эритроцитов не ограничивается двойнями крупного рогатого скота. С т о р м о н т и др. сообщают об одном случае, когда у пары разнополых ягнят-близнецов обнаружилось смешение крови. В результате сосудистого анастомоза ярочка была стерильна. Однако сосудистый анастомоз

у овец встречается крайне редко. С т о р м о н т и др. называют цифру примерно 5%. Об интересном случае мозаицизма эритроцитов у женщины сообщали Д е н с ф о р д и др. Женщина была вполне способна к деторождению, несмотря на то, что она и ее брат-близнец в период утробной жизни были связаны сосудистым анастомозом.

Диагностика однойцевости

Уже в течение нескольких лет определение групп крови применяется для диагностики моно- или дизиготности у двоен крупного рогатого скота. Пары с различными типами крови или с мозаицизмом эритроцитов являются определенно дизиготными. Близнецы с идентичным типом крови без мозаицизма могут, напротив, рассматриваться как предположительно монозиготны. Однако следует подчеркнуть, что методом определения типов крови можно только отвергнуть монозиготность, но не доказать ее. Вероятность того, что оба дизиготных близнеца наследуют тот же тип крови, незначительна. Другой возможной причиной идентичности типов крови было бы почти полное вытеснение одного типа из мозаики эритроцитов другим.

Р е н д е л ь (1956) сделал предварительное сообщение об исследованиях групп крови у 145 пар близнецов на опытных станциях Англии, ФРГ и Швеции. На основании морфологических признаков близнецов вначале классифицировали как однойцевых. Позднее при повторной постановке диагноза 11 пар были признаны предположительно двуяйцевыми. Путем определения групп крови было установлено, что все эти пары, за исключением одной, были двуяйцевыми. Было установлено также наличие еще 15 двуяйцевых пар.

Не следует упускать из виду того обстоятельства, что некоторые однойцевые пары на основе одного только морфологического сходства были ошибочно классифицированы как двуяйцевые и поэтому исключены. Уже начаты работы по изучению ценности метода определения групп крови для диагностики однойцевости у крупного рогатого скота (Р е н д е л ь). Однако пока еще нельзя сделать определенные выводы. Очевидно, некоторые близнецы, которые на основе определения групп крови могли бы быть признаны как однойцевые, в действительности из-за резко выраженного морфологического несходства должны быть двуяйцевыми.

Исследования с разнополыми близнецами (которые бесспорно дизиготны) должны представить благоприятную почву для проверки пригодности метода определения групп крови при отборе монозиготных близнецов. В экспериментах, которые ведутся в настоящее время в Институте генетики домашних животных в Уппсале, исследовали 85 пар разнополых близнецов. Из них у 70 пар типы крови были идентичными (возможно, за исключением J) и наблюдался мозаицизм, в то время как у 9 пар они были неодинаковы. У остальных 6 пар типы крови были идентичными, но без мозаицизма. Некоторые из этих последних пар были еще несколько раз тщательно исследованы в различном возрасте. Отсюда ясно, что если отбор монозиготных близнецов ведется только на основе определения групп крови, то сюда войдет некоторый процент дизиготных пар. Подобным же образом применение морфологического метода во многих случаях приводит к ошибкам. Но если оба метода применять одновременно, то точность определения, по всей вероятности, приблизится к 100%.

Ранний диагноз фримартинизма

Большинство телок из разнополых двоен оказываются бесплодными («фримартинами»). Плод мужского пола вырабатывает гормоны, которые проходят через сосудистый анастомоз и тормозят половое развитие жен-

ских близнецов. С т о у н и др. показали, что определение групп крови позволяет предсказать, какие телки будут плодовитыми, а какие — бесплодными. В разнополых парах, обладающих различными типами крови (фактор *J* не принимается во внимание), телки оказываются нормальными в половом отношении, в случае мозаицизма эритроцитов они стерильны.

Группы крови и болезни

Левин и др. (см. Рейс и Сенджер [69]) открыли, что *Erythroblastosis fötalis* — болезнь разрушения эмбриональных эритроцитов у человека — обусловлена непосредственно несовместимостью *Rh*-групп крови у матери и плода. Это открытие явилось крупным событием в медицинской науке. Было показано, что это заболевание является результатом изоиммунизации беременной матери по отношению к доминантно наследуемым факторам крови плода. Образованные матерью антитела проходят через плаценту к плоду, эритроциты которого подвергаются более или менее серьезному воздействию. Более поздние исследования показали, что, кроме *Rh*, в развитии *Erythroblastosis fötalis* могут участвовать и другие системы групп крови.

Аналогичная болезнь новорожденных, называемая обычно *haemolytic icterus* или просто гемолитическая болезнь, была обнаружена у лошади и мула (Кароли и Бесси, 1947) и у свиней (Бакстон и Бруксбэнк, 1953). Однако в развитии этой болезни у домашних животных и у человека имеется принципиальное отличие. У человека новорожденный уже поражен этой болезнью, тогда как жеребята или поросята рождаются совершенно нормальными, а анемия проявляется лишь в подсосный период. Причиной этого отличия является сложное анатомическое строение плаценты у этих животных. Бренер показал далее, что жеребята через 24—36 часов жизни утрачивали способность резорбировать антитела из сыворотки

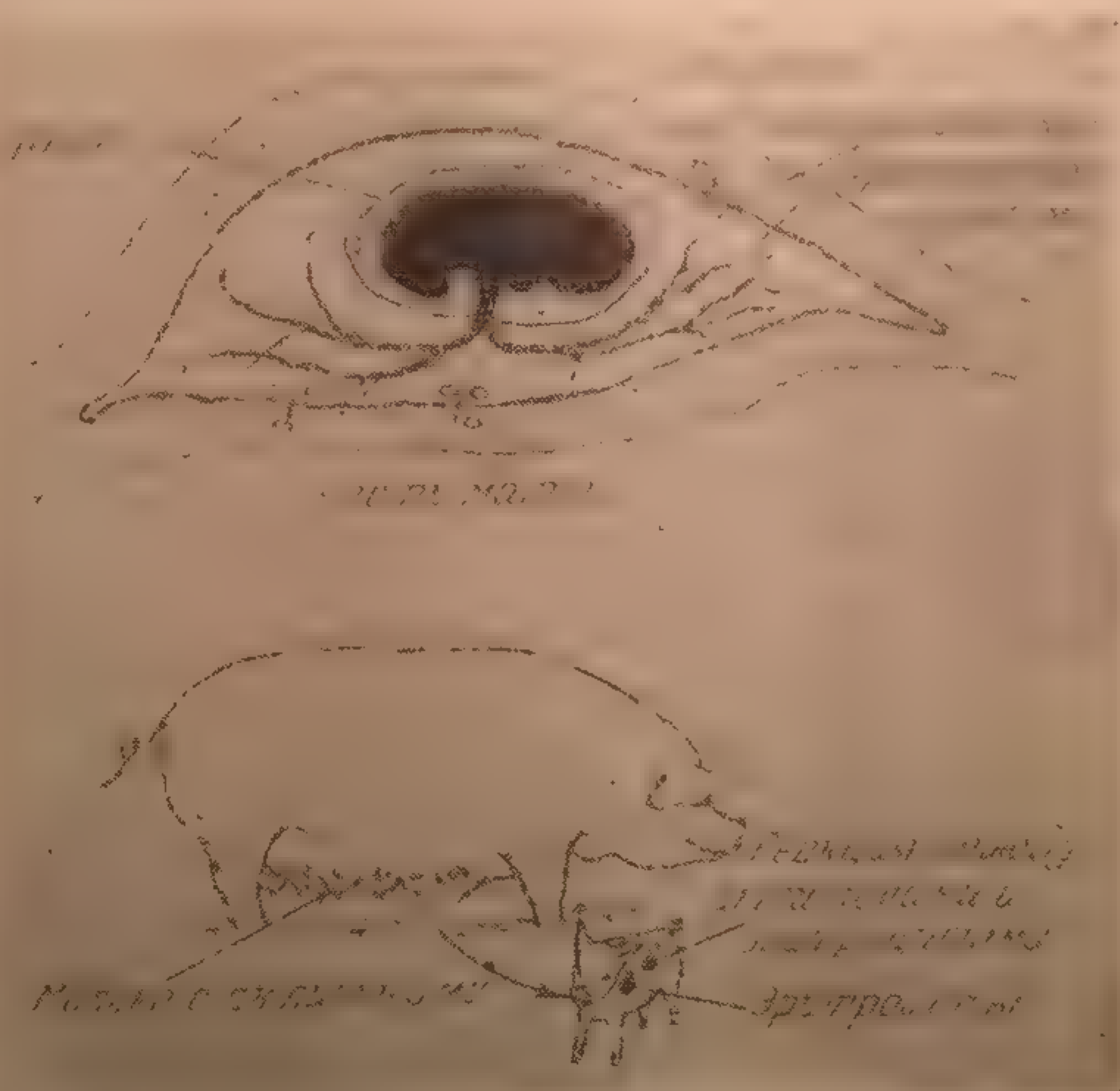


Рис. 36. А — эритроциты плода проникают через плаценту в кровяное русло матери; Б — антитела против эритроцитов поросят передаются им вместе с молозивом.

му воздействию. Более поздние исследования показали, что, кроме *Rh*-развитии *Erythroblastosis fötalis* могут участвовать и другие системы групп крови.

Аналогичная болезнь новорожденных, называемая обычно *haemolytic terus* или просто гемолитическая болезнь, была обнаружена у лошади мула (Кароли и Бесси, 1947) и у свиней (Бакстони и Брукбенк, 1953). Однако в развитии этой болезни у домашних животных у человека имеется принципиальное отличие. У человека новорожденный не поражен этой болезнью, тогда как жеребята или поросята рождаются совершенно нормальными, а анемия проявляется лишь в подсосный период. Причиной этого отличия является сложное анатомическое строение плаценты у этих животных. Бренер показал далее, что жеребята через 24—36 часов жизни утрачивали способность резорбировать антитела из сыворотки

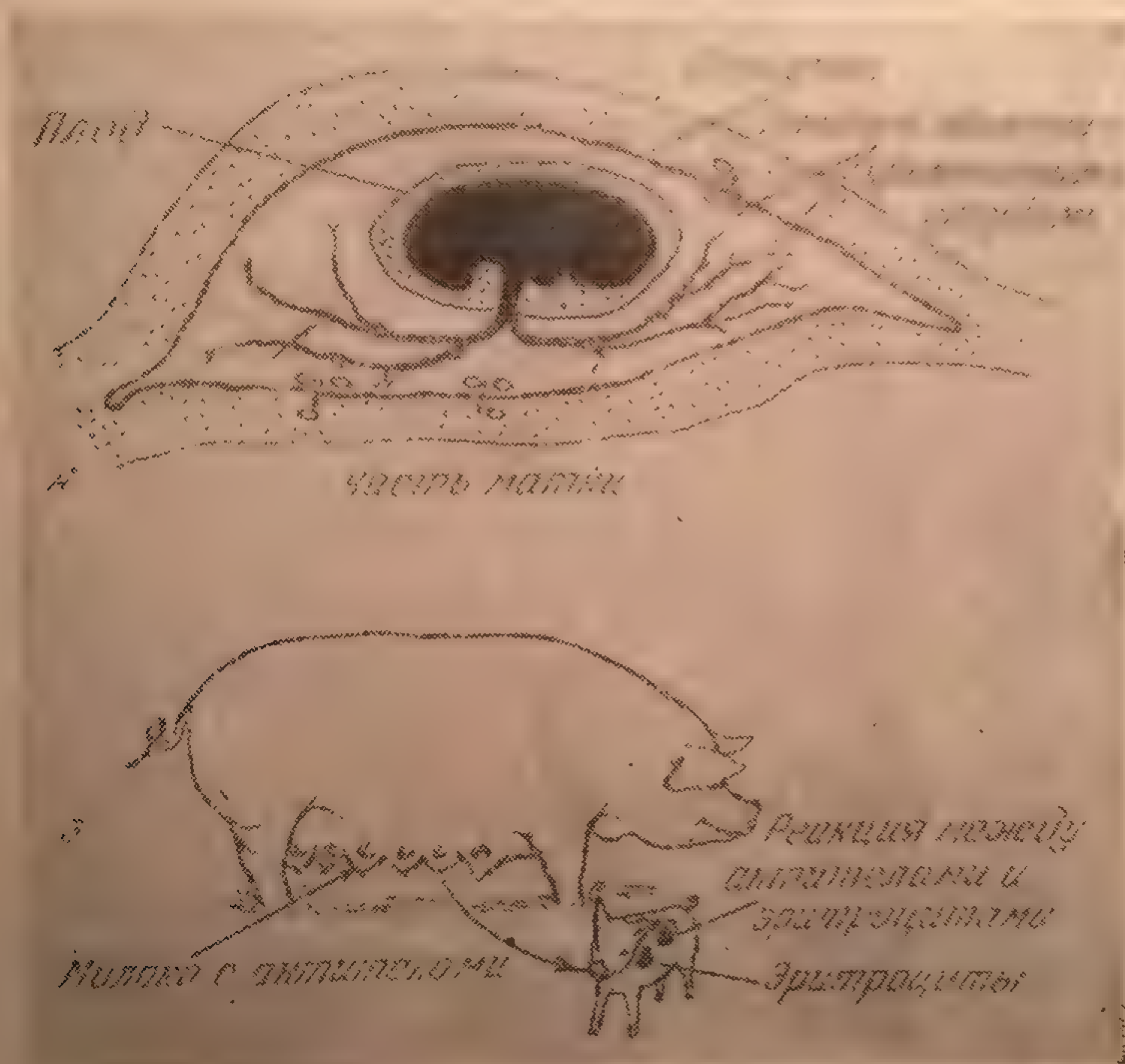


Рис. 56. А — эритроциты плода проникают через плаценту в кровяное русло матери; Б — антитела против эритроцитов поросят передаются им вместе с молозивом.

лошади, введенной в их желудок. Поэтому кобыл, у которых предполагают наличие антител, следует в течение первых 36 часов доить вручную, после чего жеребята могут вскармливаться матерями без вреда.

Исследования Гудвина и др. на свиньях показали, что вакцинация свиноматок вакциной против чумы свиней может привести к образованию антител такой активности, что они вызывают гемолитическую болезнь у новорожденных поросят.

Возникновение гемолитической болезни у поросят изображено схематически на рисунке 56. Предполагается, что кровяные тельца или фрагменты крови попадают в некоторых случаях от плода в кровяное русло матери. Тогда организм последней начинает вырабатывать антитела против антигенных факторов, находящихся на эритроцитах плода, отсутствующих у нее самой. Однако антитела не могут пройти через плаценту и накапливаются в молозиве. Новорожденные поросята получают их с материнским молоком. Так как в продолжение первых суток жизни слизистая оболочка пищеварительного тракта проницаема для антител, то последние проникают в ток крови поросят и разрушают их эритроциты. Если свиноматку вакцинировать вакциной против чумы свиней, то она образует антитела, которые вступают в реакцию с плодом; однако обмена кровью между матерью и плодом при этом не происходит.

Гемолитическая болезнь у телят и ягнят неизвестна.

Изучение структуры породы, изменений степени инбридинга и связанных с этим других проблем

Ранние исследования Фергюсона (1941) указывали на то, что частота появления антигенных факторов у крупного рогатого скота может варьировать в зависимости от породы. Эти предварительные данные были подтверждены и дополнены Оуэном и др. в исследованиях частоты 30 антигенных факторов у гернсейской и черно-пестрой пород. К сожалению, эти исследования проводились тогда, когда способ наследования антигенных факторов еще не был полностью выяснен. Как уже упоминалось, было обнаружено, что антигенная структура эритроцитов крупного рогатого скота определяется генами 10 или 12 различных локусов. Поэтому более ясную картину сходства и различий между породами можно получить при изучении фактической частоты генов вместо изучения отдельных факторов. Стормонт (1952) показал, что в системах KV и Z , в которых можно проводить различия между гомо- и гетерозиготами, частота генов у черно-пестрой и гернсейской пород весьма различна. Как было впоследствии выяснено, обе эти популяции крупного рогатого скота находятся в генетическом равновесии в отношении генов этих локусов. Изученные Нейманн-Сёренсеном (1956) и Ренделем (1956) датские и шведские породы также находятся в определенном равновесии по этим двум локусам. На этом основании было сделано предположение, что условия равновесия применимы и к другим локусам группы крови — допущение, которое значительно облегчает определение частоты генов. Заметные породные различия в отношении частоты различных B -аллелей были показаны Стормонтом. Ренделем и Нейманн-Сёренсеном; последний ввел ценный метод для вычисления частоты аллелей в пределах очень сложной системы B .

Можно также обнаружить различия между разными подгруппами или линиями в пределах породы. Рендель (1956), изучавший эту проблему на шведском красно-пестром скоте (SRB), нашел существенные различия в частоте генов между основной группой и «айрширской» группой для 9 локусов групп крови. Особенно заметными были различия в локусе B . Некоторые B -аллели встречались только в одной подгруппе, тогда как частота

тех, которые встречались в обеих подгруппах, была весьма различной. Эти вариации между подгруппами, по всей вероятности, отражают и другие генетические отличия. Во избежание потери генов, что легко может случиться при искусственном осеменении, когда быков выбирают из относительно небольшого числа ведущих, но тесно родственных стад, по-видимому, важно сохранить эту разнородность шведской породы (SRB) и развивать ее далее. Если необходимо, то обе подгруппы можно использовать в систематических скрещиваниях. Рендель (неопубликованные данные) обнаружил аналогичные различия и между подгруппами шведского равнинного скота.

Число *B*-аллелей в породе обычно довольно велико (20 или более). Поэтому степень гомозиготности будет в общем низкой. Если сравнивается несколько пород, то ранговое место по степени гомозиготности может указывать на степень инбридинга, который имел место в породе до испытания. В такой породе, как шведская красно-пестрая, где все быки на официальных аукционах проходят определение состава группы крови, может быть выяснен очень важный вопрос о том, изменяется ли степень гомозиготности за определенный период времени.

Связь между вычисленной и фактической гетерозиготностью генов группы крови наиболее тщательно изучалась на курах. Брайлс и Мак-Гиббон нашли, что гены в двух локусах, определяющих антигены группы крови у двух линий кур, еще можно было разделить при коэффициенте инбридинга 50—60%. Более широкие исследования Шульца и Брайлса дали те же результаты. У 12 инбредных линий фиксация генов в локусе *A* соответствовала ожидаемой, тогда как разделение *B*-аллелей наблюдалось по меньшей мере у 11 линий. Искусственный отбор на высокую яйценоскость благоприятствовал гетерозиготности в локусах *A* и *B*, и куры, гетерозиготные по обоим локусам, были особо ценными для селекции. В отличие от этого не было указаний на то, что гетерозиготности по локусу *D* следует оказывать какое-либо предпочтение. Различия между локусами *A* и *B*, с одной стороны, и локусом *D* — с другой, указывают на то, что не только общая гетерозиготность имеет значение для яйценоскости, но что и гены в *A*- и особенно в *B*-локусах являются частью общего механизма равновесия, влияющего на это свойство.

Брайлс (1954) показал, что выводимость цыплят из оплодотворенных яиц значительно выше при скрещиваниях, которые обнаруживали высокую (а не низкую) гетерозиготность аллелей, обуславливающих факторы крови локуса *B*. В спариваниях, которые давали 0, 50, 75 и 100% гетерозиготности, выводимость составляла соответственно 46, 62, 71 и 78%. Вероятная выводимость была таким образом у гетерозиготных эмбрионов в 1,7 раза больше, чем у гомозиготных. Средняя яйценоскость гетерозиготных групп в пределах каждой линии была за сезон на 9—30% выше, чем у гомозиготных. Брайлс суммировал эти данные следующим образом: «Влияние гетерозиса на столь различные свойства, как выводимость, скорость роста и яйценоскость, указывает не только на действенность сверхдоминирования, но и на то, что условия в локусе *B* довольно сильно влияют на один или несколько физиологических процессов, действие которых сказывается в течение всего жизненного цикла организма».

Изучение сцеплений

Как уже упоминалось ранее, 10, а возможно и 12, из 30 пар хромосом крупного рогатого скота являются носителями генов, определяющих группы крови. Весьма вероятно, что некоторые гены группы крови сцеплены с генами, определяющими другие признаки. Появится ли возможность когда-либо доказать существование такого сцепления, зависит от степени этого сцепления и от степени проявления генов, с которыми сцеплены гены группы крови.

Часто задают вопрос, можно ли использовать группы крови в племенной работе как показатель либо при селекции против вредных признаков, например леталей, либо при отборе на ценные качества — молочность и жирномолочность. Фергюсон (1955), обсуждая возможную связь между антигенами крови и количественными признаками, высказался следующим образом: «Работа с кровью крупного рогатого скота указывает, что вероятность найти антигены крови, которые будут генетически скоррелированы с молочностью, очень велика». Ирвин (1956) высказал более пессимистическое, но, по мнению автора, более реальное мнение, указывая, что «такая корреляция возможна, но не слишком вероятна». Вопрос этот действительно очень сложен.

От сцепления между некоторыми генами необходимо отличать плеiotропное действие одного и того же гена. В первом случае будет наблюдаться известный процент кроссинговера, зависящий от расстояния между локусами. Если сцепление между генами, определяющими одну группу крови, и качественным признаком с простой наследственностью (например, леталью) очень сильное, то знанием типов крови потомства животного, несущего летальный ген, можно воспользоваться при селекции против этого гена. Во всяком случае, необходимо знать, находятся ли сцепленные гены у родителей в фазе сцепления или отталкивания; это обстоятельство существенно снижает эффект всякого сцепления. Количественные признаки, такие, как продукция молока и жира, определяются большим числом генов, каждый из которых оказывает лишь незначительное действие. Поэтому изыскания сцепления между каким-либо из этих генов и генами группы крови, по-видимому, бесполезны.

Однако если какой-либо из генов группы крови обладает плеiotропным действием и участвует неизвестно каким способом в физиологических процессах, то опознавательная ценность групп крови могла бы быть полезной и для селекции по признакам, определяемым многими генами. В литературе известны только два исследования плеiotропной связи между группами крови и продуктивными признаками у домашних животных. Однако ни в одном из этих исследований не удалось доказать такой связи.

Таким образом, исследование групп крови, проводившееся на домашних животных, уже привело к практическим результатам. У крупного рогатого скота с помощью исследований групп крови можно разрешить сомнительные случаи отцовства, которые возникают, если корову покрывали разными быками в течение одного или двух следующих друг за другом периодов охоты. Далее, можно предсказать, какая телка из разнополых двоен окажется плодовитой. При диагностике монозиготности метод определения групп крови является ценным дополнением к обычному морфологическому методу. Кроме этого чисто практического применения, исследование групп крови дало генетикам ценное средство, с помощью которого можно решать многие проблемы разведения с новых точек зрения. Начатое на крупном рогатом скоте изучение структуры породы и изменений степени гомозиготности уже дало обнадеживающие результаты. Были обнаружены большие породные различия в частоте генов групп крови. Аналогичные различия наблюдаются также между линиями в пределах породы. Поэтому исследование групп крови может оказать большую услугу при планировании разведения по линиям в пределах различных пород крупного рогатого скота, которое становится все более необходимым из-за ограниченности племенного материала, вызванного широким применением искусственного осеменения. Интересный вопрос о родстве между различными породами крупного рогатого скота также может изучаться с помощью исследований групп крови.

Что же касается изменения степени гомозиготности при различных системах разведения, то исследования групп крови на курах показали, что теоретически вычисленная степень гомозиготности выше, чем наблюдаемая фактически, если судить о ней по группам крови. Некоторые системы групп крови могут принимать участие в определенных системах генетического ба-

ланса, так как животные, гетерозиготные по генам этих локусов, явно превосходили гомозиготных. Аналогичные опыты несомненно будут проведены и на крупных домашних животных, несмотря на то, что здесь они связаны с большими трудностями.

ЛИТЕРАТУРА

- Andresen E., Investigations on blood groups of the pig, *Nord. Vet. Med.*, 9, 274—284, 1957.
- Briles W. E., Evidence for overdominance of the B blood group alleles in the chicken, *Genetics*, 39, 961—962, 1954.
- Buxton J. C., Brooksbank N. H., Haemolytic disease of new-born pigs caused by iso-immunization of pregnancy, *Nature*, 172, 355, 1953.
- Caroli J., Bessi M., Sur la cause et le traitement de l'ictère grave des Muletons nouveau-nés. *C. R. Acad. Sci.*, Paris, 224, 969—971, 1947.
- Eyquem A., Podliachouk, Millo P., Les groupes sanguins des animaux domestiques et leur intérêt pour l'élevage, *VII International Congress of Anim. Husb. Madrid. Subject*, 2, 125—138, 1956.
- Ferguson L. C., Heritable antigens in the erythrocytes of cattle, *J. Immun.*, 40, 213—242, 1941.
- Ferguson L. C., The blood groups of animals. Chapter in *Advances in Vet. Sci.* Vol. II. Brandley, C. A., Jungherr E. L., Eds. *Acad. Press N. Y.*, 1956.
- Irwin M. R., Blood grouping and its utilization in animal breeding, *VII International Congress of Anim. Husb. Madrid. Subject*, 2, 7—42, 1956.
- Neimann-Sørensen A., Blood groups and breed structure as exemplified by three Danish breeds, *Acta Agr. Scand.* 6, 116—137, 1956.
- Neimann-Sørensen A., Rendel J., Stone W. H., The J-substance of cattle. II. A comparison of normal antibodies and antigens in sheep, cattle and man, *J. Immun.*, 73, 407—413, 1954.
- Rendel J., Blood grouping and its utilization in animal breeding, *VII International Congress of Anim. Husb. Madrid. Subject*, 2, 113—124, 1956.
- Rendel J., Neimann-Sørensen A., Irwin M. R., Evidence for epistatic action of genes for antigenic substances in sheep, *Genetics*, 39, 396—403, 1954.
- Rendel J., Tolle A., Neimann-Sørensen A., Blutgruppenuntersuchungen beim Rind. Ein Vergleich zwischen Methoden, die sich auf Normalseren und Immunsere gründen, *Z. f. Tierz. u. Zücht. biol.*, 70, 21—38, 1957.
- Schermer S., Kaempffer A., Weitere gruppenspezifische Differenzierungen im Pferdeblut, *Z. f. Immunitätsforschung*, 80, 146—171, 1933.
- Schermer S., Kayser W., Kaempffer A., Vergleichende Untersuchungen über die Isoagglutinine im Blute des Menschen und des Schweines, *Z. Immunitätsforschung*, 68, 437—449, 1930.
- Stormont C., Acquisition of the J substance by the bovine erythrocyte, *Proc. Nat. Acad. Sci. (USA)*, 35, 232—237, 1949.
- Stormont C., The F—V and Z systems of bovine blood groups, *Genetics*, 37, 39—48, 1952.
- Stormont C. and Cumley R. W., Cellular antigens in cattle blood, *J. Hered.*, 34, 34—41, 1943.
- Stormont C., Owen R. D., Irwin M. R., The B and C systems of bovine blood groups, *Genetics*, 36, 134—161, 1951.
- Tolle A., Urbaschek B., Die Vererbung der mit Normalseren nachweisbaren Blutgruppenfaktoren des Rindes, *Dt. Tierärztl. Wschr.*, 63, 74—76, 1956.
- Ycas, Mary, Studies of the development of a normal antibody and of cellular antigens in the blood of sheep, *J. Immun.*, 61, 327—427, 1949.

ГЛАВА ШЕСТАЯ

Анатомические и физиологические дефекты

Проф. д-р Э. Лаупрехт

Отдел разведения и генетики домашних животных при Институте разведения и кормления животных им. Макса Планка в Мекленхорсте

У всех видов сельскохозяйственных животных встречаются наследственные дефекты, которые в той или иной мере отрицательно влияют на их жизнеспособность, хозяйственно полезные признаки и воспроизводство. Поэтому как с биологической, так и с экономической точки зрения очень важно установить причинную обусловленность этих дефектов. Поскольку они передаются по наследству, постольку они должны зависеть главным образом от мутаций. Однако выяснилось, что в отдельных случаях одни и те же дефекты могут фенотипироваться, то есть могут быть вызваны воздействием условий окружающей среды.

В общих чертах отклонения от нормы, вызванные генными мутациями, соответствуют, по Меллеру, непрерывным переходам спектра. Они начинаются, по-видимому, с незначительных, еще мало заметных различий и достигают такого диапазона, при котором оплодотворенное яйцо погибает.

Сюда в первую очередь относятся такие наследственные различия, которые, хотя и вызывают заметные отклонения отдельных или целых комплексов признаков, однако не оказывают отрицательного влияния на жизненные процессы, или в противном случае в условиях одомашнивания это влияние отчетливо не проявляется.

Далее следуют мутации, фенотипическая форма выражения которых уже в большей или меньшей степени снижает жизненные функции организма и жизнеспособность животных.

Те наследственные задатки типа мутаций, которые приводят в дальнейшем к гибели плода на ранних стадиях развития, называются смертоносными или летальными факторами.

Частота различных генных мутаций у потомства дрозофилы, подвергнутой воздействию рентгеновских лучей, отражена на ступенчатой диаграмме (рис. 57). На первом месте здесь стоят рецессивные гены, не проявляющие видимого вредоносного действия. Далее следуют гены с рецессивным летальным действием в процессе развития особи, а затем в значительно меньшем числе видимые рецессивные мутации и, наконец, видимые доминантные мутации.

В данной главе мы рассмотрим те наследственные дефекты, которые значительно снижают производительность домашних животных или приводят к их гибели.

Хадори (1949), определяя понятие летальные факторы, называет их «менделевскими единицами наследственности, которые вызывают смерть особи до достижения ею стадии половой зрелости». Мор (1929), напротив, ограничивает это понятие теми случаями, при которых носители названных признаков погибают еще до рождения. При наступлении смерти после рождения Мор говорит о сублетальных факторах. Однако изве-

стны также многочисленные случаи, когда часть особей, несмотря на летальные задатки, остается в живых. Хадорн (1945) называет их выжившими и рекомендует для обозначения того наследственного фактора, при котором регулярно наблюдается определенный процент выживших, ввести термин «полуметальный». Хадорн (34), так же как и Добжанский (1939) и Айвес (1941), относит, однако, к полуметальным факторам только такие мутации, при которых погибает не менее 50% особей с летальными задатками.

При выживании более 50% таких особей Хадорн предлагает назвать этот фактор «сублетальным». Однако он подчеркивает, что при установлении различия между «полуметальными» и «сублетальными» факторами речь идет о предварительной характеристике степени влияния этих факторов, которая может быть положена в основу предварительной классификации.

В дальнейшем изложении мы будем пользоваться терминами, предложенными Хадорном. В сводных таблицах дефекты, вызванные летальными, полуметальными и суб-

Рис. 57. Частота различных генных мутаций у потомства дрозофил, облученных рентгеновскими лучами:

а — рецессивные вредоносные гены без видимого действия; б — гены с рецессивным летальным действием; в — рецессивные мутации с видимым действием; г — доминантные мутации (по Ауэрбаху, 1936).



летальными факторами, обозначаются упрощенно «летальными дефектами». В то время как нелетальные дефекты рассматриваются особо. В этом понятии объединены такие аномалии, которые, хотя и сказываются отрицательно на жизнеспособности и хозяйственном использовании животных, однако не приводят непосредственно к их гибели. В крайне редких случаях удается установить, чем вызвано появление отдельных дефектов, — генными или хромосомными мутациями (абберациями).

Генные мутации связаны с изменением отдельных генов (см. главу II). При хромосомных мутациях речь идет о различных изменениях в наборе хромосом, таких, как уменьшение или увеличение числа хромосом или перегруппировка отдельных их частей. Поэтому Хадорн [34] называет те наследственные единицы, которые обуславливают появление различных дефектов, не «генами», а общим понятием «фактор».

I. Историческая справка

Еще задолго до появления работ Менделя ученые наблюдали появление различных уродств у домашних животных и пытались их научно обосновать. Так, в 1600 г. Альдровандус указывал в своей «Орнитологии» на курчавость и бесхвостость как на аномалию домашней курицы. Хольбрук (1805), Хэмфри (1813) и Моррел (1846) упоминали о коротконогих анконских овцах, а Гёрльт (1832) описал целый ряд встречающихся и поныне уродств домашних животных, таких, как отсутствие анального отверстия и конечностей. Далее к аномалиям были отнесены грыжа свиней (Юатт, 1847), заболевание кожи *Ichthyosis congenita* (Либрайх, 1855; по Коху, 1901) и мозговая грыжа у кур (Тегетмейер, 1856). Наконец, Дарвином (1868) были перечислены дефекты, встречающиеся параллельно у многих видов домашних животных. Однако в то время уровень знаний о наследственности был явно недостаточным для того, чтобы точно сформулировать положения о наследуемости появляющихся уродств.

На существование наследственно обусловленных летальных дефектов впервые указал Кено (1905). Он установил, что у доминантной желтой

разновидности мышей никогда не бывает чисто желтого потомства, так как не встречалось особей, гомозиготных по этому наследственному фактору. Только К а с т л и Л и т т л (1910) показали, что гомозиготные по желтой окраске особи погибают в течение раннего периода эмбрионального развития.

В последнее время изучение наследственных дефектов у домашних животных проводилось особенно интенсивно. В частности, О. Л. М о р и К. В р и д т в свое время указали на большой экономический ущерб, который может причинять животноводству широкое распространение летальных факторов. Заслуга обоих авторов состоит прежде всего в том, что своими работами они доказали наследуемость целого ряда дефектов домашних животных и пробудили у животноводов сознание опасности, которой чревато использование на племя животных, являющихся носителями летальных или других нежелательных наследственных факторов. За первыми работами М о р а и В р и д т а последовало огромное количество исследований на эту тему, благодаря которым была выяснена наследственность очень многих дефектов домашних животных.

По вопросам наследования дефектов, и в первую очередь изучения летальных факторов, имеются работы В р и д т а (1925), М о р а (1926, 1929), И т о н а (1937), Л е р н е р а (1944), В р и д т а (1946), Д ж и л м о р а (1952), Ф и ш е р а (1953, 1954, 1955), Ш у м а н а (1954), Б у т ц а (1957) и Л а у п р е х т а (1958).

Наиболее исчерпывающе эти вопросы освещены в работе К о х а, Ф и ш е р а и Ш у м а н а (1957) «Наследственная патология сельскохозяйственных животных».

Общий обзор биологических проблем, возникающих в связи с летальными факторами, дан в выдающемся труде Х а д о р н а [34] «Летальные факторы».

II. Методы изучения наследственных дефектов

Наиболее перспективным методом для доказательства наследственной природы какого-либо дефекта является метод эксперимента. При этом особей с выявленными дефектами или предполагаемых носителей таких задатков вначале спаривают между собой, а полученное от них потомство вновь спаривают либо между собой, либо с одним или обоими родителями. Таким образом, например, была доказана наследственная природа почти всех встречающихся у кур уродств. Однако проводить подобные опыты на более крупных домашних животных значительно труднее. Нередко предполагаемых носителей какого-либо задатка уже нет в живых в то время, когда дефект обнаруживается. К тому же, чтобы получить вполне приемлемые результаты, надо поставить опыт на относительно большом материале, что не всегда возможно, из-за того что крупные животные не дают большого приплода. Часто препятствием к проведению таких опытов является ценность животного. Примером изучения наследственной природы дефекта экспериментальным методом может служить схема, которую применяли К а р т е н с, В е н ц л е р и Д ю р р (1937) при выяснении типа наследования толстоногости и отсутствия анального отверстия у свиньи (рис. 58). В первом случае речь идет о летальном дефекте, который выражается в сильном утолщении передних конечностей у поросенка (рис. 59). Так как этот дефект выявился у потомства хряка, то его, а также некоторых его сыновей спаривали с его дочерьми по одному или по несколько раз. Регулярное появление уродливых поросят в пометах после такого подбора привело к заключению, что этот признак обусловлен наследственностью.

Подобными методами можно пользоваться не только для выяснения наследственной природы определенного уродства, но и для изучения способов передачи этой аномалии по наследству.

Если проведение селекционного опыта по какой-либо причине невозможно, то природу дефекта выясняют путем изучения родословной таких животных. Таким способом была доказана наследственная природа уродства, встречающегося у телят и описанного в 1942 г. Иоганссоном.

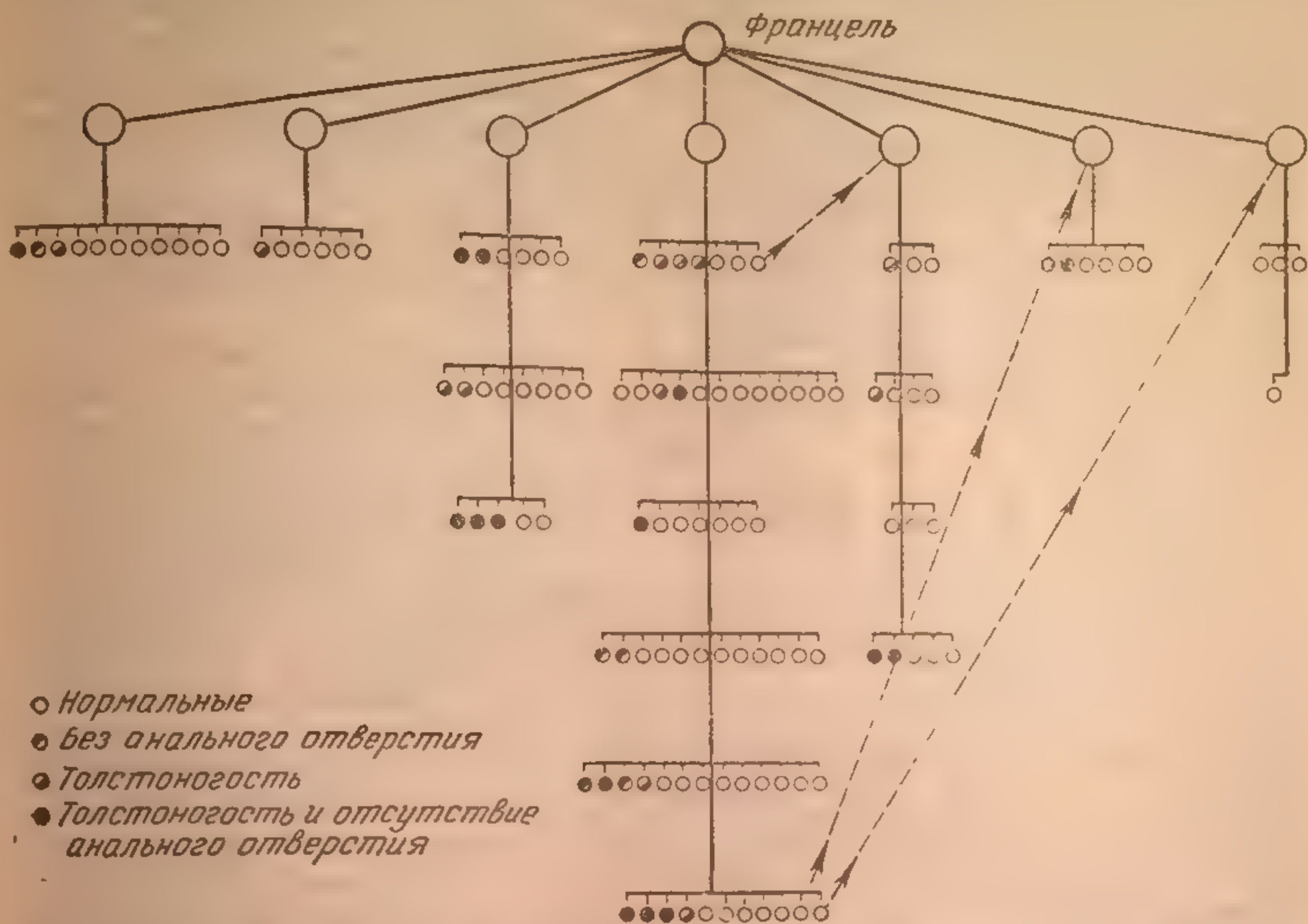


Рис. 58. Результат проверки типа наследования рецессивной толстоногости и отсутствия анального отверстия у свиньи. Приплод получен от спаривания одного хряка с его дочерьми или от спаривания его сыновей с полусестрами по отцу (по Карстенсу, Венцлеру и Дюрру, 1937).

Это уродство выражается в отсутствии у телят двух первых фаланг, так что они могут передвигаться только ползком. Изучение родословной показало, что все 13 телят встречались только среди потомства определенного быка, а также его сына и внука. Кроме того, большая часть их происходила от



Рис. 59. Утолщение передних конечностей у свиньи (оригинальный снимок с препарата Института разведения животных при Высшей сельскохозяйственной школе в Гогенгейме [78]).

спаривания полубратьев и полусестер. Наблюдения подтвердили наследственную природу этого уродства (рис. 60).

Не всегда анализ родословной дает такую четкую картину, как в данном примере. Однако во многих случаях наследственная природа дефекта обнаруживалась тогда, когда он проявлялся у потомства после относительно тесного инбридинга и даже не столь часто, как в упомянутом примере.

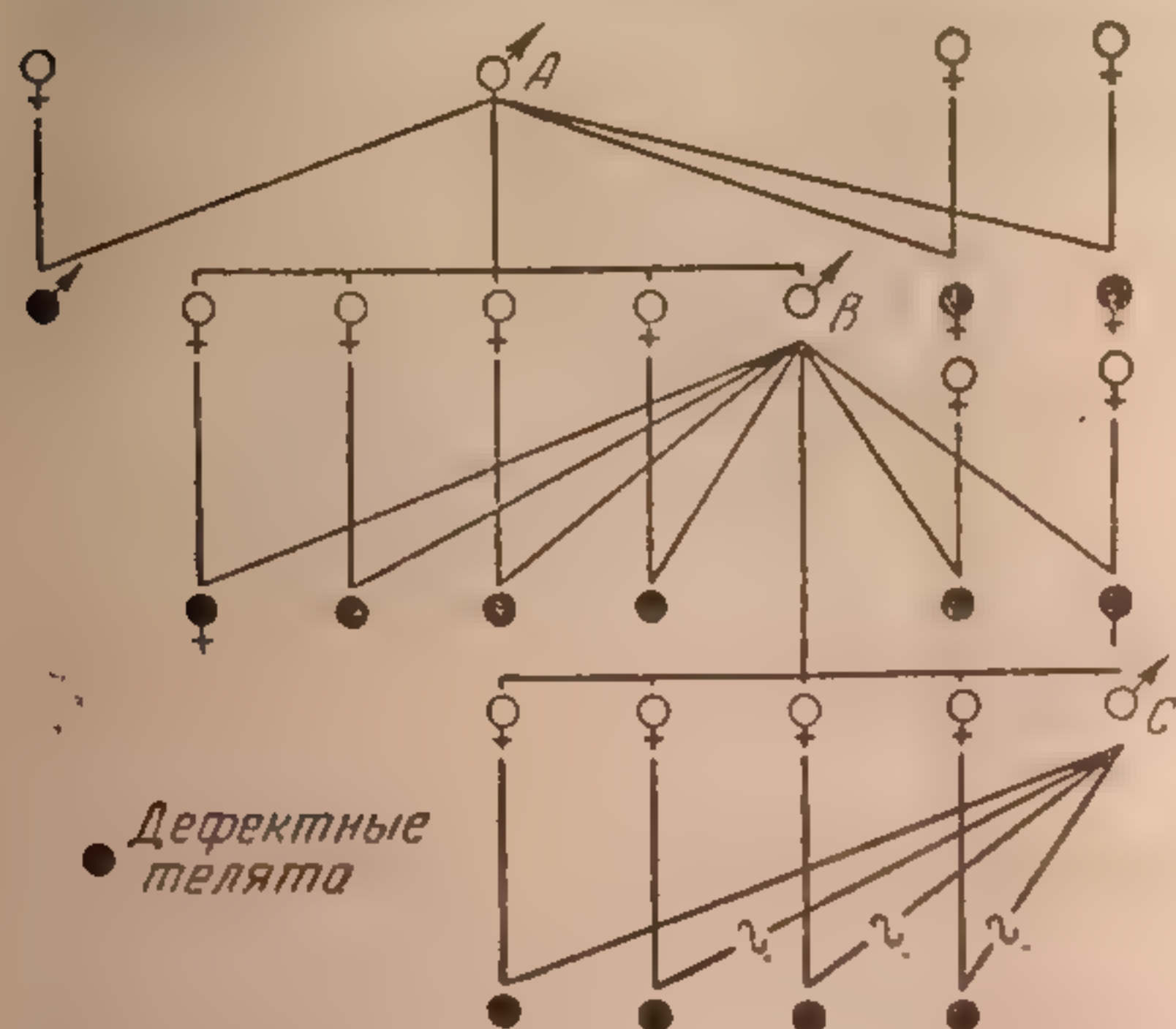


Рис. 60. Родословная телят, у которых отсутствовали обе первые фаланги (по Иоганссону, 1942).

Летальные доминантные дефекты у домашних животных не встречаются, так как доминантный фактор проявляется фенотипически и в гетерозиготном состоянии. Иначе обстоит дело с рецессивными факторами. В этом случае носитель задатков может дать много гетерозиготных особей еще до того, как после спаривания их между собой это уродство выявится в результате объединения двух одинаковых задатков. Примером может служить исследованный Ямане (1927) дефект — непроходимость прямой кишки у лошади (*atresia coli*), где, очевидно, речь идет о рецессивном летальном факторе. На рисунке 61 приводится анализ родословной тех жеребят, у которых обнаружилось это уродство. Оказалось, что все животные с непроходимостью прямой кишки имели в своей родословной жеребца Суперба. Этот жеребец першеронской породы в конце XIX в. был ввезен из США в Японию и интенсивно использовался там на племя, так как он считался выдающимся производителем. Упомянутое уродство проявилось у его потомков в результате слишком тесного близкородственного разведения. Следовательно, Суперб должен был быть гетерозиготным по рецессивному летальному фактору. Подобные случаи, когда ценные производители были, очевидно, гетерозиготными по рецессивному летальному фактору, наблюдали Вридт и Мор (1928) у крупного рогатого скота.

В опытах, поставленных с целью выяснения генетической природы таких уродств, обнаружилось (в зависимости от генетической конституции животных, а также от числа факторов и их воздействия) типичные соотношения расщепления. Еще Мор (1929) подчеркивал, что большинство наследственных уродств обусловлено рецессивными факторами. Преобладание рецессивных мутаций Р. А. Фишер объясняет предположительно тем, что в процессе исторического развития шел интенсивный естественный отбор по тем генотипам, которые были в состоянии подавить вновь возникающие мутации.

При спаривании особей, гетерозиготных по уродствам, соотношение нормальных и уродливых потомков (при моногибридном наследовании) равно 3 : 1. Во многих экспериментах, проведенных на курах, это соотношение такое же, какое наблюдалось в нескольких случаях у свиньи и других домашних животных. Для примера рассмотрим опыт, проведенный

III. Изучение типов наследования дефектов

Кроме установления наследственной природы уродств, большое значение имеет также изучение их типа наследования.

При уродствах, обусловленных только одним генетическим фактором, доминантный фактор анализировать легче, чем рецессивный, который может проявиться фенотипически лишь тогда, когда находится в гомозиготном состоянии.

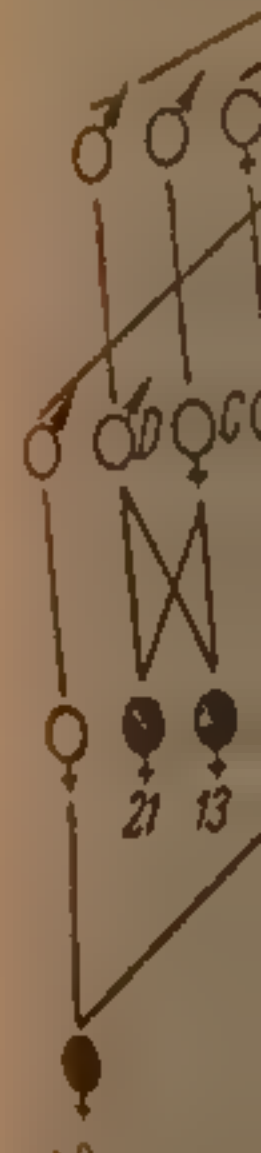


Рис. 61.

Ча...
живот...
малыш...
расщеп...
при те...
полуб...
Е...
риван...
фали...
бигра...
с де...
рани...
живо...
одно...
чем...
оста...
вид...
лета...
ров...
а п...

Бланном и Хьюзом (1938) на свиньях с целью выяснения наследственной природы встречающегося у них уродства — водянки головы (гидроцефалия). Для этого спаривали между собой животных, которые были известны как носители наследственных задатков гидроцефалии. В потомстве получили 136 нормальных и 42 уродливых поросят. Теоретически можно было ожидать, что вследствие случайного распределения наследственных факторов по гаметам (что может иметь место только при очень большом числе потомков), соотношение было бы таким: на 133,5 нормальных 44,5 уродливых поросят. Если наблюдаемое соотношение близко совпадает с ожидаемым (3 : 1), можно смело предположить, что здесь рецессивная гидроцефалия вызывается одним наследственным фактором.

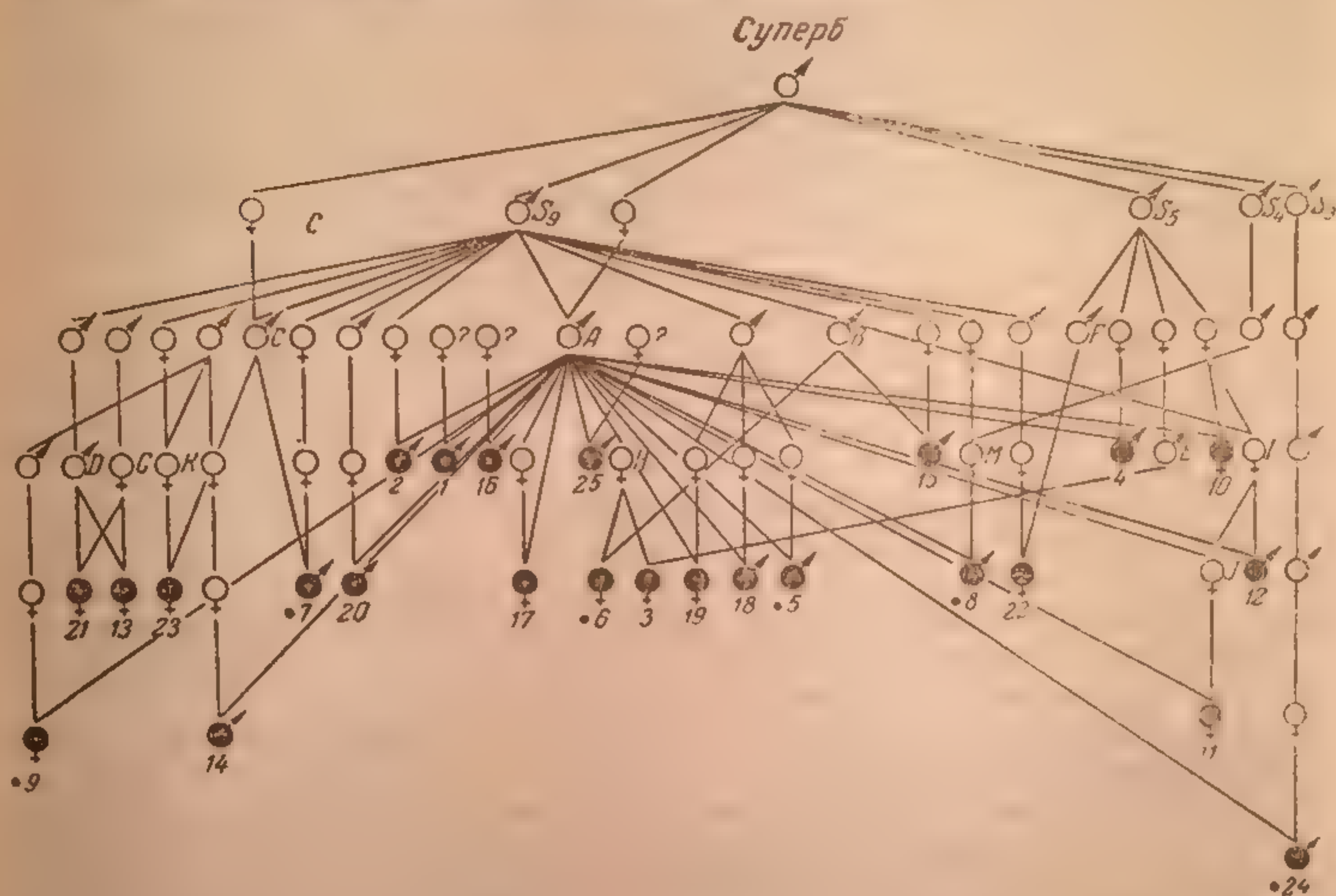


Рис. 61. Родословная жеребят с непроходимостью прямой кишки (по Ямане, 1927).

Часть известных в животноводческой практике уродств домашних животных даже при более высоком соотношении, чем 7 доминантных нормальных животных к 1 уродливому, объясняется простым менделирующим расщеплением и не требует проведения специального опыта. Это возможно при тесном близкородственном разведении (отец — дочь или полусестра — полубрат).

Если отец при спаривании отец — дочь или один из родителей при спаривании полусестра — полубрат обладает рецессивным задатком гидроцефалии, то соотношение нормальных и уродливых потомков будет 7 : 1. Подбирают обычно те пары, у которых уже встречалось по одному потомку с дефектом, если только задаток гидроцефалии не был обнаружен в более ранних наблюдениях. Следовательно, здесь выпадают из поля зрения такие животные, которые хотя и обладают задатком гидроцефалии, но не дали ни одного уродливого потомка. В связи с этим соотношение получится меньше чем 7 : 1. На методах точного вычисления ожидаемых соотношений мы здесь останавливаться не будем. См. работу Коллера (1940).

У крупного рогатого скота Бридт и Мор (1928) обнаружили два вида рецессивных аномалий, каждый из которых был обусловлен одним летальным фактором. По одному признаку — отсутствию волосяного покрова — потомство делилось на 98 нормальных и 14 бесшерстных телят, а по другому признаку — отсутствию ног и нижней челюсти — на 101 нор-

мального теленка и 14 уродливых. В обоих случаях соотношение расщепления было 7 : 1.

Характерным для наследования простых рецессивных нелетальных аномалий может быть также соотношение 1 : 1 между нормальными и аномальными потомками, в случае если рецессивные гомозиготы спариваются с нормальными животными, которые являются гетерозиготными по тому же задатку. Это соотношение расщепления имеет место также и у потомков, полученных от спаривания гетерозиготных по доминантной аномалии особей с нормальными рецессивными особями.

Как уже упоминалось, первым летальным фактором, установленным у млекопитающих, была желтая окраска волосяного покрова у мышей. При разведении желтых мышей «в себе» в потомстве получалось на две желтые особи одна окрашенная в какой-либо другой цвет (вместо 3 : 1). Уже тогда было сделано предположение, что гомозиготные желтые особи нежизнеспособны. Позднее были обнаружены погибшие зародыши. И тогда соотношение потомков стало таким: один гомозиготный нежизнеспособный, два гетерозиготных желтых и один гомозиготный нежелтый. Поэтому наблюдаемое отклонение объясняли простым доминантным фактором желтой окраски и рецессивным летальным действием того же фактора.

Подобные соотношения наблюдаются и при наследовании летального фактора домашних животных — ахондропластического типа декстер. В гетерозиготном состоянии он обуславливает появление ценных пользовательных животных. Если оба родителя принадлежат к коротконогому типу декстер, то $\frac{1}{3}$ их потомства будет нормальной, а $\frac{2}{3}$ будут иметь родительский тип декстер. В этом случае гомозиготные типы декстер также нежизнеспособны и погибают на ранней стадии развития (см. рис. 64). З е л и г м а н (1904) установил, что на 76 нормальных рождений приходится 26 аборт. Следовательно, здесь речь идет также о доминантном для типа декстер факторе с рецессивным летальным действием. У коротконогих кур найдены такие же числовые соотношения расщепления (см. рис. 70).

До сих пор проводился анализ наследования таких факторов, фенотипы которых расщепляются согласно менделевской схеме. Однако, если проявляемость генотипов велика или если фенотипы отдельных генотипов трансгрессируют, картина будет иной. В таких случаях следует проверить, двумя или большим числом факторов обусловлен данный дефект. Эти случаи, однако, чрезвычайно редки. Лишь у одного вида домашних животных — кур — обнаружены уродства, обусловленные двумя факторами различных пар. Но и здесь их по сравнению с аномалиями, обусловленными только одним фактором, значительно меньше.

IV. Важнейшие наследственные дефекты разных видов домашних животных

Дефекты, наследственная природа которых считается доказанной, мы сгруппировали в таблицах по отдельным видам домашних животных. При этом выяснилось, что одни и те же уродства могут быть вызваны различными факторами. Так, у кур обнаружены различные наследственные рецессивные летальные формы карликовости и коротконогости, которые внешне были трудно различимы. Однако в опытах по скрещиванию выяснилось, что в данных случаях речь идет о двух разных мутациях. Приведенные в таблицах соотношения расщепления заимствованы отчасти у нескольких авторов и представляют собой вычисленное среднее. Кроме того, в таблицах указаны методы исследования (опыт скрещивания или анализ родословной) и теоретически ожидаемое при этом соотношение расщепления (за исключением тех случаев, когда полученные данные чрезмерно отклонялись).

Однако имеющихся данных достаточно, чтобы сделать полное заключение о наследственной обусловленности дефектов.

Лошадь

У лошади чаще всего встречаются лишь некоторые летальные дефекты (табл. 1). Об одном из них — непроходимости прямой кишки — уже упоминалось ранее. Другой дефект — атаксия жеребят (рис. 62) — обусловил большой отход молодняка в племенном коневодстве Ольденбург-га. Исследованный Вридтом (1924) летальный фактор фредериксборгских лошадей неоднократно ставил под вопрос само существование этой породы. Этот фактор выражается в том, что при спаривании лошадей блекло-белой масти плодовитость снижается более чем вдвое. Кастл (1948) предполагал, что нежизнеспособны гомозиготные белые животные, но это до сих пор не доказано. Из нелетальных дефектов у лошади чаще всего встречается слепота, связанная с отсутствием радужной оболочки. Но этот дефект может быть в некоторых случаях и не наследственным. Указанные Эрикссоном [22] случаи были отнесены к наследственным, так как все исследованные им животные происходили от одного жеребца, у которого также был обнаружен этот порок.

Таблица 1

Летальные и нелетальные дефекты лошади

| Локализация дефекта | Признак | Метод анализа | Наблюдаемое соотношение расщепления | Тип наследования | | | Автор |
|------------------------|--|---------------|-------------------------------------|------------------|----------|-----------------------------------|-------------------------------|
| | | | | факторы | | ожидаемое соотношение расщепления | |
| | | | | число | действие | | |
| а) Летальные дефекты | | | | | | | |
| Туловище | Кривошея <i>Torticollis</i> | А | | 1 | Р | | Маудерер, 1939 Шефер, 1952 |
| Конечности | Отсутствие передних ног | А | — | 1 | Р | — | Маудерер, 1939 |
| | Изуродованные передние конечности | А | 18 : 8 | 1 | Р | 19,5 : 6,5 | Правохенский, 1936 |
| Кожа и волосы | Частичное отсутствие кожи | А | | 1 | Р | — | Планк и др., 1931 |
| Кишечник | Непроходимость прямой кишки (<i>Atresia coli</i>) | А | | 1 | Р | — | Насшер, 1925; Ямане, 1927 |
| Судороги и параличи | Атаксия жеребят | А | | 1 | Р | | Хиппен, 1949; Кох, 1955 |
| Прочее | Летальный фактор фредериксборгских лошадей | А | | 1 | Р | — | Вридт, 1924 |
| б) Нелетальные дефекты | | | | | | | |
| Голова | Укорочение нижней челюсти (<i>Brachygnathia inferior</i>) | А | | 1 | Р | — | Шооп, 1953 |
| Глаза | Отсутствие радужной оболочки | А | 65 : 75 | 1 | Д | 70 : 70 | Эрикссон, 1955 |
| Конечности | Плоское копыто | Ск | 7 : 8 | 1 | | 7,5:7,5 | Калефф, 1935 |

Примечание. В таблицах 1—9 приняты следующие сокращения: А — анализ родословной; Д — доминантный; Р — рецессивный; Ск — опыт скрещивания.



Рис. 62. Конечная стадия атаксии, при которой животное уже не может подняться ([46]).

Одно время считалось, что плоское копыто — порок, широко распространенный в одном из районов разведения лошадей в Германии. вызывается определенными почвенными условиями. Опыты Калефа (1935) показали, что и здесь речь идет о наследственном дефекте.

Часто встречаются дефекты челюсти, главным образом укорочение нижней челюсти (рис. 63), наследственная природа которого была доказана Шоопом (1953).

Крупный рогатый скот

У крупного рогатого скота известно больше наследственных дефектов, чем у лошади, причем летальные дефекты встречаются чаще, чем нелетальные.



Рис. 63. Укорочение нижней челюсти у лошади (по Шоопу, 1953; из [46]).

Большинство летальных дефектов, перечисленных в таблице 2, обладает простым рецессивным типом наследования. Исключение составляет уже упомянутый фактор декстер (доминантная ахондроплазия), летальное действие которого рецессивно. Иланчич (1940) наблюдал в потомстве одного нормального быка 33 нормальных теленка и 37 с дефектом (отсутствие поздрей). Так как сам бык был нормальным, то Иланчич предположил, что этот дефект обусловлен простым рецессивным фактором. Краллинггер (1937), напротив, считает, что для этого признака необходимо более чем два наследственных фактора, с различным типом соотношения доминантности.

Дефект, проявляющийся только у коров, наблюдали Элдридж и Аткинсон (1953). Он выражается в частичной бесшерстности, которая характеризуется тем, что нормальные участки кожи чередуются с бесшерстными, создавая впечатление полосатости. Так как после покрытия

Летальные дефекты крупного рогатого скота

| Локализация дефекта | Признак | Метод анализа | Наблю-даемое соотношение расщепления | Тип наследования | | | Автор |
|--|---|--|--------------------------------------|------------------|------------|-----------------------------------|--|
| | | | | факторы | | ожидаемое соотношение расщепления | |
| | | | | число | действ-ное | | |
| Голова | Укороченная нижняя челюсть (<i>Brachygnathia inferior</i>) | Ск | 23 : 5 | 1 | Р | 24,5 : 3,5 | Аппет, 1939 |
| | Отсутствие нижней челюсти, одновременный склероз суставов челюсти | А | — | 1 | Р | — | Мор, 1930; Эллис и др., 1939; Лалонд, 1940; Шибата и др., 1948 |
| | Перемещение коренных зубов | А | | 1 | Р | — | Хейцер и др., 1937; Хэнкок, 1950 |
| | Гидроцефалия | Ск | 21 : 6 | 1 | Р | 20,2 : 6,8 | Коул, 1942 |
| Туловище | Отсутствие позвонков | А | 33 : 37 | 1 | Д | 35 : 35 | Иланчич, 1940; Вебер, 1946 |
| | Доминантная карликовость (ахондроплазия) | Ск | 629 : 205 | 1 | Д | 625,5 : 208,5 | Кру, 1923; Адзума, 1925; Лаш, 1930; Кармайкл, 1933; Мид, 1946; Янг, 1951 |
| | Редессивная карликовость (ахондроплазия) | Ск | 370 : 123 | 1 | Р | 377 : 116 | Вридт, 1925; Мор, 1929; Лютиков, 1932; Брандт, 1941; Грегори и др., 1942 |
| | Укороченный позвоночник | А | 120 : 22 | 1 | Р | 116 : 26 | Мор, 1930; Зофоньяссон, 1935 |
| Конечности | Общее окостенение суставов (анкилоз) | А | 35 : 9 | 1 | Р | 33 : 11 | Штанг, 1940; Муррей, 1951 |
| | Отсутствие (<i>Acroteriasis congenita</i>) | А | 102 : 13 | 1 | Р | 100,6 : 14,4 | Вридт, 1928 |
| | Отсутствие фаланг | А | | 1 | Р | — | Ноганссон, 1941 |
| | Множественное сращение суставов (анкилоз) | А | | 1 | Р | | Рушевский, 1938; Тафф, 1948 |
| | Паралич мышц | А | | 1 | Р | | Мор, 1930; Хатт, 1934 |
| | Кожа и волосы | Частичное отсутствие кожи (<i>Epitheliogenesis imperfecta</i>) | А | 36 : 6 | 1 | Р | 39,9 : 5,1 |
| Чешуйчатая кожа (<i>Ichthyosis congenita</i>) | | А | | 1 | Р | | Тафф и др., 1949; Ишихара и др., 1952 |
| Бесшерстность (<i>Hypotrichosis congenita</i>) | | А | 155 : 29 | 1 | Р | 151,8 : 32,2 | Мор и др., 1928; Эйзеле, 1936; Ишихара, 1950; Парсонс, 1952 |

| Локализация дефекта | Признак | Метод анализа | Наблюдаемое соотношение расщепления | Тип наследования | | | Автор |
|---------------------|--------------------------------------|---------------|-------------------------------------|------------------|------------------|-----------------------------------|--|
| | | | | факторы | | ожидаемое соотношение расщепления | |
| | | | | число | действие | | |
| Кожа и волосы | Зональная бесшерстность (гипотрихоз) | A | 34 : 12 | 1 | Д сцепл. с полом | 30,7 : 15,3 | Элдридж и др., 1953 |
| | Мумификация | A | 22 : 10 | 1 | P | 24 : | Лёйе, 1950 |
| Кишечник | Заращение анального отверстия | A | — | 1 | P | — | Куппусвами, 1937; Ларссон, 1952 |
| Нарушения обмена | Водянка (<i>Hydrops</i>) | A | 360 : 52 | 1 | P | 360,5 : 51,5 | Ларссон, 1935; Коркман, 1941; Рихтер, 1937 |
| Судороги и паралич | Врожденные судороги | A | 47 : 6 | 1 | P | 46,4 : 6,6 | Грегори, 1944 |
| | Паралич задних конечностей | A | 90 : 15 | 1 | P | 91,9 : 13,1 | Лёйе, 1930; Тафф, 1948; Нильсен, 1950 |
| Прочее | Гибель плода без видимых дефектов | A | 150 : 38 | 1 | P | 141 : 47 | Лютников, 1932 |
| | Затянувшаяся беременность | A | 56 : 9 | 1 | P | 56,9 : 8,1 | Шибата, 1948; Джаспер, 1950; Холгрен, 1951 |

таких коров нормальными быками количество нормальных и дефектных телочек в потомстве было одинаковым, а бычков было вполнину меньше, чем телочек, то авторы сделали вывод о наличии доминантного, сцепленного с полом фактора с рецессивным летальным действием.

Интересно, что бо́льшая часть летальных дефектов у крупного рогатого скота представляет собой дефекты костяка. То же явление наблюдается и у других видов и пород домашних животных. Доминантная карликовость обнаружена не только у типа декстер, но и у тукс-циллер-талерского, герефордского и джерсейского скота (рис. 64). Рецессивная ахондроплазия наблюдалась у телемаркского, джерсейского, черно-пестрого и других пород скота (рис. 64).

Так называемые лосевидные телята, описанные Мором и Вридом, отличаются укороченным осевым скелетом, что вызывается рецессивным сублетальным фактором (рис. 65).

В литературе нередко встречались указания на временами широко распространяющиеся уродства, такие, как отсутствие конечностей и бесшерстность (см. рис. 25). Наблюдались они главным образом в Скандинавии, где более частой была и водянка телят. Смещение коренных зубов и гидроцефалия встречались там значительно реже.

Заслуживает внимание еще одна аномалия. Речь идет о преждевременном изгнании плода, на котором не обнаруживают сколько-нибудь заметных дефектов. Приведенные Лютниковым (1932) числовые соотношения расщепления указывают на рецессивный летальный фактор. Однако Кох и др. [46] отмечают, что аборт могут быть вызваны и другими, не наследственными факторами.

В число нелетальных дефектов крупного рогатого скота включены также доминантная и рецессивная формы карликовости (табл. 3), из которых последняя наблюдается гораздо чаще. Распространены

Нелетальные дефекты крупного рогатого скота

Таблица 3

| Локализация дефекта | Признак | Метод анализа | Наблюдаемое соотношение при расщеплении | Тип наследования | | | Автор |
|---------------------|---|---------------|---|------------------|--------------|-----------------------------------|---|
| | | | | факторы | | ожидаемое соотношение расщепления | |
| | | | | число | действие | | |
| Голова | Укороченная верхняя челюсть (<i>Brachygnathia superior</i>) | A | 6 : 3 | 1 | P | 4,5 : 4,5 | Беккер и др., 1949 |
| Глаза | Слепота (катаракта) | A | 145 : 23 | 1 | P | 147 : 21 | Детлефсон, 1920; Грегори, 1943; Риган и др., 1944; Шибата, 1948; Саундерс, 1951 |
| Туловище | Доминантная карликовость (ахондроплазия) | Ск | 116 : 91 | 1 | Д | 109,5 : 97,5 | Стопакер, 1944; Иоганссон, 1953 |
| | Рецессивная карликовость (ахондроплазия) | A | 82 : 28 | 1 | Д | 82,5 : 27,5 | Мид, 1942; Кох, 1949; Джонсон, 1950; Бейкер, 1951; Паниш, 1955 |
| | Доппеллендеризм (гипертрофия мышц) | Ск | 17 : 9 | 1 | P и Д или Д | 17 : 9 | Вридт, 1929; Кропахер, 1934; Вебер, 1934; Смит, 1949; Кидвел, 1952 |
| Конечности | Искривление передних ног | A | 38 : 6 | 1 | P | 38,5 : 5,5 | Шепер, 1937; Реммерс, 1939; Мид и др., 1943 |
| | Распущенное копыто | A | 50 : 10 | 1 | P | 52,5 : 7,5 | Мид и др., 1949 |
| | Наросты между копытами (<i>Litax</i>) | A | — | 1 | Д | — | Готвальд, 1953 |
| Кожа и волосы | Бесшерстность (<i>Hypotrichosis</i>) | A | 11 : 5 | 1 | P | 12 : 4 | Крафт, 1934; Лютиков, 1938; Суррарер, 1943; Кидвел, 1950; Хатт, 1953 |
| | Отсутствие эпителия на языке (<i>Epitheliogenesis imp. linguae</i>) | Ск | 90 : 30 | 1 | P | 90 : 30 | Де Гроот, 1939 |
| Нарушения обмена | Порфиринурия | A | 10 : 8 | 1 | P | 9 : 9 | Фоурн, 1939; Норгенсен, 1955 |
| | Эпилепсия | A | 23 : 13 | 1 | Д или неп. Д | 18 : 18 | Изагссон, 1943; Эткисон, 1944 |
| Судороги и параличи | Атаксия телят | A | 100 : 23 | 1 | P | 92,2 : 30,8 | Иннес и др., 1940; Саундерс, 1952 |



Рис. 64. Ахондроплазия у крупного рогатого скота:

сверху — теленок породы декстер (доминантный фактор с рецессивным летальным действием) (из К р у, 1923); снизу — теленок породы телемарк (рецессивный сублетальный фактор) (по М о р у, 1929).

также пелетальная бесшерстность и доппеллендеризм (рис. 66). Эти дефекты значительно снижают племенные качества животных, а доппеллендеризм может привести к гибели коровы во время отела. Степень выраженности этого дефекта сильно колеблется, так что те особи, у которых он выражен наиболее слабо, почти не отличаются от нормальных животных. Считается, что явление доппеллендеризма обусловлено только одним на-

следственным фактором, однако в вопросе о действии этих факторов мнения ученых расходятся от указаний на неполное доминирование над рецессивностью до предположения о наличии рецессивного фактора с неполной проявляемостью.

Возможно, что выраженность этого дефекта зависит также и от условий, в которых он формируется. Х а д о р н [34] указывает, что подобная зависимость наблюдается и при других видах дефектов.

Из-за дефектов челюстей животные не могут принимать корм. Укорочение верхней челюсти, по Б е к -



Рис. 65. Лосевидный теленок с укороченным осевым скелетом — рецессивный сублетальный фактор (по М о р у и В р и д - т у, 1930).



Рис. 66. Доппеллендеризм — велетальный дефект крупного рогатого скота (из Хапсена, *Lehrbuch der Rinderzucht*).

керу и Арнольду (1949), наследуется по рецессивному типу. При укороченной нижней челюсти тип наследования также рецессивный, однако число действующих при этом факторов не установлено. Возможно, что различная степень выраженности этого дефекта обусловлена различными генами.

Много внимания уделяется в настоящее время распространению таких дефектов, как межкопытные наросты (опухоли) и спастический парез крупного рогатого скота. Однако изучение их еще нельзя считать законченным.

Овцы

Наследственные дефекты овец описаны в таблице 4. Очевидно, что у овец ни одна из известных аномалий не встречается столь часто, как это имеет место с некоторыми уродствами у крупного рогатого скота. Определенное исключение составляет наблюдаемая у некоторых пород Малой Азии и Юго-Восточной Европы повышенная смертность серых ягнят. При однородном по окраске спаривании серых овец всегда выщелывается известный процент черных ягнят, в то время как часть серых ягнят погибает в возрасте 1—10 месяцев от заболевания кишечного тракта (тимпанит). Это привело к предположению, что серая окраска волосяного покрова обусловлена доминантным фактором с рецессивным летальным действием. Согласно этому предположению, соотношение между нежизнеспособными и жизнеспособными ягнятами серой окраски и количеством черных ягнят в потомстве должно быть 1 : 2 : 1.

Контеску и Эпуряну (1939) среди 169 ягнят, полученных от серых родителей, обнаружили 27 черных, 98 жизнеспособных серых и 44 нежизнеспособных серых, что явно не совпадает с упомянутым соотношением 1 : 2 : 1. Авторы предполагают, что отклонение вызвано проявлением летального фактора.

Отсутствие ануса (Фишер и др., 1957) у баранчиков всегда кончается смертью, из-за того что у них не происходит удаления кала. У ярок при известных условиях кал может выделяться через фистулу между толстой кишкой и влагалищем. Следовательно, здесь мы имеем дело с дефектом, по-разному проявляющимся у животных разного пола.

Наследственная природа водянки установлена Хэнкокком (1950) у потомства двух баранов, однако тип наследования остался невыясненным. Возможно, что здесь имеет место неполное доминирование.

Из упомянутых в таблице нелетальных дефектов следует особо отметить коротконогость (см. рис. 23). Коротконогие овцы появились еще в конце XVIII в. на восточном побережье США. Этот тип овец (анконская овца) одно время был очень популярен, но в XIX в. он вновь исчез. Примерно в 1920 г. в Норвегии появились типы, очень сходные с анконской овцой, у которых Вригт (1925) обнаружил простой рецессивный тип наследования. Это было подтверждено Ландауэром и Чангом (1949).

В связи с селекцией на шерстную продуктивность бесшерстные типы встречаются среди овец крайне редко. У барбадосских овец, ввезенных в США примерно в начале текущего века из островов Вест-Индии, отсутствие шерстного покрова стало породным признаком.

Желтая окраска жира у мясных овец является нежелательным признаком; наследование этого признака изучали Кастл и Мор (1934).

Козы

Лишь для некоторых дефектов коз доказана их наследственная природа. Это относится в особенности к летальным дефектам, среди которых

Летальные дефекты у овец

| Локализация дефекта | Признак | Метод анализа | Наблюдаемое соотношение при расщеплении | Тип наследования | | | Автор |
|---------------------|--------------------------------------|---------------|---|------------------|----------|-----------------------------------|--|
| | | | | факторы | | ожидаемое соотношение расщепления | |
| | | | | число | действие | | |
| Голова | Раздвоенное нёбо | А | — | 1 | Р | — | Мор, 1929; Зюнен-брод, 1950 |
| Туловище | Карликовость (ахондроплазия) | А | — | 1 | Р | — | Богарт, 1946 |
| Конечности | Отсутствие ног (адактилия) | А | — | 1 | Р | — | Кроон и др., 1932; Хён, 1942; Хэнкок, 1950 |
| | Сращение конечностей | Ск | 24 : 9 | 1 | Р | 24,8 : 8,2 | Робертс, 1926 |
| Кишечник | Заращение анального отверстия | Ск | 19 : 6 | 1 | Р | 18,8 : 6,2 | Фишер и др., 1957 |
| Нарушения обмена | Водянка (<i>Hydrops congenita</i>) | Ск | — | 1 | неп. Д | — | Хэнкок, 1950 |
| | Светобоязнь | Ск | — | 1 | Р | — | Хэнкок, 1950; Берге, 1952 |
| Судороги и паралич | Паралич задних ног | Ск | 34 : 9 | 1 | Р | 32,2 : 10,8 | Зофонна-сон, 1929; Расмуссен, 1945; Уайт, 1945 |
| Прочее | Смертность серых ягнят | Ск | 44 : 98 : 27 | 1 | Р | 42,2 : 84,6 : 42,2 | Константинеску, 1932; Глембоцкий, 1934; Контеску и др., 1934; Лангле, 1949 |

Нелетальные дефекты у овец

| | | | | | | | |
|----------|-----------------------------|----|-------|---|---|-----------|-----------------------------------|
| Глаза | Слепота | А | — | 1 | Р | — | Рагаб, 1954 |
| Туловище | Коротконогость (микромелия) | Ск | 36:43 | 1 | Р | 39,5:39,5 | Вридт, 1925; Ландауэр и др., 1949 |
| Прочее | Желтый жир | Ск | — | 1 | Р | — | Кастл и Мор, 1934 |



Рис. 67. Укорочение осевого скелета у козы — простой рецессивный летальный фактор (по Веберу, 1943; из [46]).

следует упомянуть исследованное Вебером (1933) укорочение позвоночника, которое проявляется так же, как и у крупного рогатого скота, и наследуется по простому рецессивному типу (рис. 67).

Свиньи

Летальные и нелетальные дефекты свиней приведены в таблицах 5 и 6. Часто встречаются мозговая грыжа, гидроцефалия, чрезмерное утолщение конечностей, заращение ануса и паралич ног. Все известные у свиней летальные дефекты обусловлены, по-видимому, простым рецессивным фактором. Числовые соотношения расщепления при заращении ануса и контрактуре мышц конечностей иногда существенно отклоняются от ожидаемых. Вообще животных с этими уродствами слишком мало.

Отклонения от числовых соотношений расщепления при заращении анального отверстия Карстенс, Венцлер и Дюрр (1937) объясняли пониженной проявляемостью этого фактора. Как и у овцы, действие его связано с полом, так как самки могут частично выделять кал



Рис. 68. Дефект ушей и задней части туловища у свиньи — простой рецессивный сублетальный фактор:

сверху — тамворская свинья из Новой Зеландии (по Аннетту, 1938); снизу — немецкая белая длинноухая свинья (Институт разведения и кормления животных им. Макса Планка).

Летальные дефекты у свиней

| Локализация дефекта | Признак | Метод анализа | Наблюдаемое соотношение при расщеплении | Тип наследования | | | Автор |
|---------------------|--|---------------|---|------------------|----------|-----------------------------------|--|
| | | | | факторы | | ожидаемое соотношение расщепления | |
| | | | | число | действие | | |
| Голова | Волчья пасть | Ск | 38 : 19 | 1 | Р | 42,7 : 14,3 | Мак-Фи и др., 1931; Кох и др., 1932 |
| | Рассеченные уши | А | — | 1 | Р | — | Аннет, 1938 |
| | Мозговая грыжа (<i>Hernia cereb-ralis</i>) | А | | 1 | Р | — | Нордби, 1929; Хьюз, 1934; Варвик, 1943 |
| | Водянка головы (<i>Hydrocephalus</i>) | Ск | 136 : 42 | 1 | Р | 133,5 : 44,5 | Блунн, 1938; Варвик, 1943 |
| Туловище | Укороченный позво-ночник | Ск | — | 1 | Р | — | Дабчев-ский, 1949 |
| Конечности | Полное отсутст-вие ног | Ск | 207 : 25 | 1 | Р | 203 : 29 | Джонсон, 1940 |
| | Утолщение ног | Ск | 62 : 18 | 1 | Р | 60 : 20 | Уолтер, 1932; Венц-лер, 1936; Карстенс и др., 1937; Варвик, 1943 |
| | Косолапость | Ск | 171 : 54 | 1 | Р | 168,8 : 56,2 | Ларссон, 1953 |
| | Частичное отсут-ствие кожи | А | 26 : 9 | 1 | Р | 26,2 : 8,8 | Сейлер, 1955; Кох, 1955 |
| Кишечник | Отсутствие анального от-верстия | Ск | 621 : 103 | 1 | Р | 543 : 181 | Варвик, 1926; Уол-тер, 1932; Кинцель-бах, 1932; Берге, 1941 |
| Нарушения обмена | Водянка | А | 43 : 14 | 1 | Р | 42,8 : 14,2 | Лангле, 1951; Плантль, 1952; Холк-вист, 1933 |
| Судороги, паралич | Сращение мышц конечностей | Ск | 220 : 46 | 1 | Р | 199,5 : 65,5 | Мор, 1939; Коровец-кая, 1939; Берге, 194 |
| | Паралич задних конечностей | Ск | 21 : 7 | 1 | Р | 21 : 7 | |

через влагалище. В упомянутых опытах Карстенса и др. отсутствие ануса у поросят часто сопровождалось утолщением конечностей. В одном помете встречались поросята с одним и с обоими этими дефектами (см. рис. 59). Так как число животных, обладающее обоими дефектами, было больше, чем следовало ожидать при расщеплении двух независимых наследственных факторов, то авторы предположили, что эти два летальных фактора сцеплены между собой.



Рис. 69. Удлинение нижней челюсти у кролика (прогнатия) — нижние резцы выступают вперед. Аномалия, наследуемая по типу неполного доминирования. В центре — нормальная челюсть (по Нахтсгейму, 1936).

Об одном из летальных факторов, вызывающем аномалию ушей и задних конечностей у новозеландской тэмворской свиньи, сообщал Аннетт (1938). Точно такая же аномалия наблюдалась нами у немецкой белой длинноухой свиньи (рис. 68). Этот пример показывает, что появление этих деформаций не случайно. Предрасположение к гемофилии не входит в число нелетальных дефектов, потому что пониженная свертываемость крови наблюдается только у раненых животных.

Таблица 6

Нелетальные дефекты у свиней

| Локализация дефекта | Признак | Метод анализа | Наблюдаемое соотношение при расщеплении | Тип наследования | | | Автор |
|---------------------|---|---------------|---|------------------|----------|-----------------------------------|--|
| | | | | факторы | | ожидаемое соотношение расщепления | |
| | | | | число | действие | | |
| Голова | Укорочение нижней челюсти (<i>Brachygnathia inferior</i>) | A | — | 1 | P | — | Идволл, 1952 |
| Глаза | Микрофтальмия | A | — | 1 | D | — | Робертс, 1948; Манели, 1951; Кох, 1955 |
| Конечности | Трехпалость | A | 200 : 30 | 1 | P | 201,2 : 28,8 | Зонненброд, 1939; Бутц, 1953 |
| Кишечник | Утолщение кишок | A | — | 1 | P | — | Хэнкок, 1950 |
| Прочее | Гемофилия | Ск | 64 : 45 | 1 | P | 69,2 : 39,8 | Богарт, 1942 |

Домашний кролик

У кроликов известен ряд летальных дефектов, важнейшие из которых приведены в таблице 7. Один из них — аномалия Пельгера, при которой нарушается нормальная сегментация ядер белых кровяных телец, наследуется как доминантный фактор с рецессивным летальным действием.

Наследственно обусловленное удлинение нижней челюсти приводит к смерти. Происходит это потому, что при такой аномалии резцы не соприкасаются между собой и, следовательно, не стираются, но продолжают расти в длину до таких размеров, что животные практически не могут принимать корм (рис. 69). Далее, среди кроликов встречаются две рецессивных формы карликовости. Первая, изученная Гринном

Летальные дефекты у домашнего кролика

| Локализа- ция дефекта | Признак | Метод ана- лиза | Наблю- даемое соотноше- ние при расщеп- лении | Тип наследования | | | Автор |
|----------------------------------|---|-----------------------|--|------------------|---------------|---|----------------------------|
| | | | | факторы | | ожидаемое соотношение расщепления | |
| | | | | число | дей- ствие | | |
| Голова . | Удлинение нижней че- люсти | Ск | — | 1 | Д неп. | — | Нахтсгейм, 1936 |
| Туловище | Карликовость (ахондропла- зия) | Ск | 113 : 39 | 1 | Р | 109 : 43 | Крери, 1952; Грин, 1940 |
| | Карликовость (хондродист- рофия) | Ск | — | 1 | Р | — | Пирс, 1945 |
| Кожа и во- лосы | Бесшерстность | Ск | — | 1 | Р | — | Кислов- ский, 1928 |
| Нарушения обмена ве- ществ | Водянка | Ск | — | 1 | Р | — | Нахтсгейм, 1947 |
| Судороги и паралич | Трясучий па- ралич (<i>Tre- mor</i>) | Ск | 233 : 103 | 1 | Р | 224 : 112 | Нахтсгейм, 1934 |
| | Паралич конеч- ностей (<i>Sy- ringomyelia</i>) | Ск | — | 1 | Р | — | Нахтсгейм, 1931 |
| Прочее | Аномалия Пельгера | Ск | 439 : 223 | 1 | Д | 441,3 : 220,7 | Нахтсгейм, 1950 |

(1940) и Крери (1952), отличается пропорциональностью, а летальное действие фактора проявляется лишь спустя некоторое время после рождения. При второй (хондродистрофической) форме карликовости (Пирс, 1945) приплод нежизнеспособен от самого рождения.

Пушные звери

Платиновая мутация лисиц по характеру наследования ведет себя как доминантный фактор с рецессивным летальным действием, что было впервые показано Мором и Таффом (1939). Кол и Шеклфорд (1943) исследовали другую доминантную мутацию окраски (беломордость), которая является аллеломорфом фактора платиновости и в гомозиготном состоянии действует, очевидно, также летально. Иоганссон (1947) на основе скрещивания серебристо-черной, беломордой и платиновой лисиц (см. рис. 24) пришел к заключению, что особи, гетерозиготные по фактору платиновости и беломордости, обладают не такой высокой жизненностью и плодовитостью, как серебристо-черная лисица. Кроме того, летально действует не только гомозиготность по фактору платиновости и фактору беломордости, но и комбинация каждой из аллелей обеих мутаций.

Цветная варпация с подобным поведением найдена и у норки. Смит и др. (1941) впервые указали на то, что доминантные серебристые норки никогда не дают только себе подобных. При гомогенном спаривании серебристых норок они получили в потомстве 32 особи с признаками окраски родителей и 16 особей с нормальной темной окраской.

Это совпадает с соотношением 2 : 1, которого следует ожидать при доминантном факторе с рецессивным летальным действием, что подтвердилось также наблюдениями Кастла и Мура (1946), а также Мура и Килера (1947).

Домашняя птица

Большинство известных у кур летальных факторов обладает простым рецессивным действием. Коротконогие куры, а также куры породы корниш, несущие летальный фактор коротконогости, внешне по этому признаку не различаются. Однако в опытах по скрещиванию Ландауэру (1935) удалось доказать, что здесь речь идет о различных факторах. У коротконогих кур укорочены длинные кости туловища (рис. 70), что отчетливо выражено в предельной коротконогости. При спаривании коротконогих кур (Ландауэр, 1930) соотношение в потомстве нормальных и дефектных цыплят составляло 2 : 1, так как особи, гомозиготные по фактору коротконогости, погибли уже на эмбриональной стадии развития. Однако и гетерозиготные особи обладали меньшей жизнеспособностью, чем нормальные. Низкорослые коротконогие бойцовые куры гетерозиготны по летальному фактору, получившему наименование фактора корниш. Гомозиготные по этому фактору особи коротконоги, с деформированным черепом и либо погибают незадолго до вывода, либо из-за этих дефектов не могут вылупиться. И в этом случае данные, полученные Ландауэром в результате скрещиваний (1935), совпадают с ожидаемым соотношением 2 : 1.

Следующий дефект, встречающийся у кур, — отсутствие оперения — изучен Старки (1942). Этот дефект, обусловленный простым доминантным полуметальным фактором, сильно снижает жизнеспособность птицы: из пораженных им животных выживают только около 25%. Приведенные в таблице 8 числовые соотношения расщепления получены при спаривании нормальных особей с курами, лишенными оперения, и совпадают с ожидаемым соотношением 1 : 1.

Изученный Уорреном (1937) дефект — выпадение маховых перьев у кур — является доминантным признаком с рецессивным летальным действием, так как при однородном подборе особей с таким признаком в потомстве получалось расщепление на 2 доминантных и 1 рецессивный типы. Особей, гомозиготных по этому признаку, также не наблюдалось.

Предполагается, что некоторые рецессивные летальные признаки обусловлены двумя факторами. Можно, однако, объяснить наблюдаемые числовые соотношения при расщеплении неполной проявляемостью всего лишь одного фактора, как это показали Хатт и Чайлд (1934) при исследовании трясушки кур. Такое объяснение можно принять и для установленного Коннером (1953) дефекта искривления шеи, пока не будет собрано больше фактического материала для лучшего обоснования дигибридной гипотезы. Асмундсон (1942) считает гипотезу дигибридного рецессивного типа наследования доказанной для исследованной им карликовости.

Наряду с уже описанным доминантным отсутствием оперения Хатт и Старки (1938) нашли еще один сцепленный с полом фактор, вызывающий отсутствие оперения и наследующийся по простому рецессивному типу. Проявляемость его была, однако, неполной. Напротив, описанная Бореном и др. (1950) трясушка кур — дефект нервного происхождения, который всегда приводит к гибели.

Описанная Гудвином и др. (1950) сонная болезнь также связана с полом. Заслуживает внимания также летальный фактор, встречающийся в породе виандот, который был обнаружен Данфом (1923) при спаривании белых курочек виандот с черными пету-



Рис. 70. Коротконогая курица — доминантная коротконогость с рецессивным летальным действием (по Катлеру, 1925; из [46]).

Летальные дефекты у кур

| Локализация дефекта | Признак | Метод анализа | Наблюдаемое соотношение при расщеплении | Тип наследования | | | Автор |
|---------------------|--|---------------|---|------------------|----------|---------------------------------------|------------------------------|
| | | | | факторы | | ожидаемое соотношение при расщеплении | |
| | | | | число | действие | | |
| Голова | Укорочение верхней части клюва (<i>Brachygnathia superior</i>) | Ск | 173 : 58 | 1 | Р | 173,2 : 57,8 | Асмундсон, 1936 |
| | Укорочение нижней части клюва (<i>Brachygnathia inferior</i>) | Ск | — | 1 | Р | — | Мак-Гиббон, 1946 |
| | Сросшийся клюв | Ск | 252 : 75 | 1 | Р | 245,2 : 81,8 | Брокхьюзен, 1953 |
| | Мозговая грыжа (<i>Hernia cerebitalis</i>) | Ск | 378 : 134 | 1 | Р | 384 : 128 | Марбл, 1944 |
| Глаза | Микрофтальмия | Ск | 196 : 60 | 1 | Р | 192 : 64 | Джеффри, 1941 |
| Туловище | Коротконогость (микромелия) | Ск | 1197 : 567 | 1 | Д | 1176 : 588 | Ландауэр, 1930 |
| | Укорочение ног и клюва | Ск | 486 : 166 | 1 | Р | 489 : 163 | Ландауэр, 1941 |
| | Карликовость (хондродистрофия) | Ск | 137 : 42 | 1 | Р | 134,2 : 44,8 | Ламурё, 1942 |
| | Пропорциональная карликовость (ахондроплазия) | Ск | 236 : 70 | 1 | Р | 229,2 : 76,5 | Уип, 1934 |
| Конечности | Карликовость с искривлением шеи (<i>Torticollis</i>) | Ск | 297 : 103 | 1 | Р | 300 : 100 | Асмундсон, 1945 |
| | Искривление костяка | Ск | 91% : 9% | 2 | Р | 87,5% : 12,5% | Чайа, 1939 |
| | Летальный фактор породы корнш (микромелия) | Ск | 232 : 115 | 1 | Р | 231,3 : 115,7 | Ландауэр, 1935 |
| | Короткие и толстые ноги | Ск | 716 : 47 | 2 | Р | 715,3 : 47,7 | Асмундсон, 1942 |
| | Короткие ноги | Ск | 172 : 54 | 1 | Р | 169,5 : 56,5 | Хейс, 1944 |
| | Короткие и кривые ноги | Ск | 1090 : 374 | 1 | Р | 1098 : 366 | Берньер, 1951 |
| | Бескрылость (<i>Abrachie</i>) | Ск | 111 : 30 | 1 | Р | 105,8 : 35,2 | Уотерс, 1943 |
| | Многопалость (полидактилия) | Ск | 1733 : 526 | 1 | Р | 1694,2 : 564,8 | Ландауэр, 1956; Тейлор, 1947 |
| | Сращение пальцев (синдактилия) | Ск | 317 : 98 | 1 | Р | 311,2 : 103,8 | Коул, 1942 |
| | Воспаление подошвы ног (<i>Dactylosis</i>) | Ск | 461 : 146 | 1 | Р | 455,2 : 151,8 | Шоффнер 1945 |

| Локализация дефекта | Признак | Метод анализа | Наблюдаемое соотношение при расщеплении | Тип наследования | | ожидаемое соотношение при расщеплении | Автор |
|---------------------|--|---------------|---|------------------|------------------|---------------------------------------|--|
| | | | | факторы | | | |
| | | | | число | действие | | |
| Оперение | Доминантное отсутствие оперения (<i>Apterylosis</i>) | Ск | 623 : 616 | 1 | Д | 619,5 : 619,5 | Старки, 1942 |
| | Отсутствие оперения | Ск | 341 : 134 | 1 | Р сцепл. с полом | 356,2 : 118,8 | Хатт, 1938 |
| | Неспособность к полету | Ск | 116 : 51 | 1 | Д | 111,3 : 55,7 | Уоррен, 1937 |
| | Волокнистый пух | Ск | 214 : 62 | 1 | Р | 207 : 69 | Бусс, 1950 |
| | Клейкий пух | Ск | 545 : 169 | 1 | Р | 535,5 : 178,5 | Байерли, 1932 |
| Судороги и паралич | Атаксия цыплят | Ск | 461 : 146 | 1 | Р | 455,2 : 151,8 | Ноултон, 1929 |
| | Кривая шея | Ск | 6 : 4 | 2 | Р | 8,8 : 1,2 | Коннер, 1953 |
| | Трясучка (<i>Tremor congenitalis</i>) | Ск | 408 : 39 | 2 | Р | 391,1 : 55,9 | Хатт, 1934 |
| | Дрожание | Ск | 852 : 290 | 1 | Р сцепл. с полом | 856,5 : 285,5 | Борен, 1950; Скотт, 1950; Годфри, 1953 |
| | Сонная болезнь | Ск | — | 1 | Р сцепл. с полом | — | Гудвин, 1950 |
| | Ранняя эмбриональная смертность (летальный фактор у виандотов) | Ск | 57 : 20 | 1 | Р | 57,8 : 19,2 | Данн, 1923 |

хами. Петухи были гетерозиготны по фактору черной окраски, который доминирует над фактором белой окраски виандотов. Опыты по скрещиванию показали, что у некоторых особей летальный фактор был сцеплен с фактором белой окраски.

Исследованный Килером и др. (1949) летальный фактор индеек (табл. 9) приводит к гибели примерно 50% дефектных особей. Эти особи характеризуются утонченными перьями бронзового цвета. Наряду с этим у индеек известен еще один наследственный дефект, который наблюдается вместе с неполным альбинизмом и связан с полом. Хатт и Мюллер (1942) определили, что около 75% слепой птицы погибает от этого полулетального наследственного фактора. Простой рецессивный летальный фактор, которым вызывается изученное Асмундсоном (1942) у курочек позвоночного столба (рис. 71), обнаруживает полную проявляемость, в то время как карликовость индеек обусловлена неполным рецессивным полулетальным фактором.

Мозговая грыжа уток (Рюст, 1932) проявляется у части гетерозиготных особей и ведет себя как полнодоминантный признак.

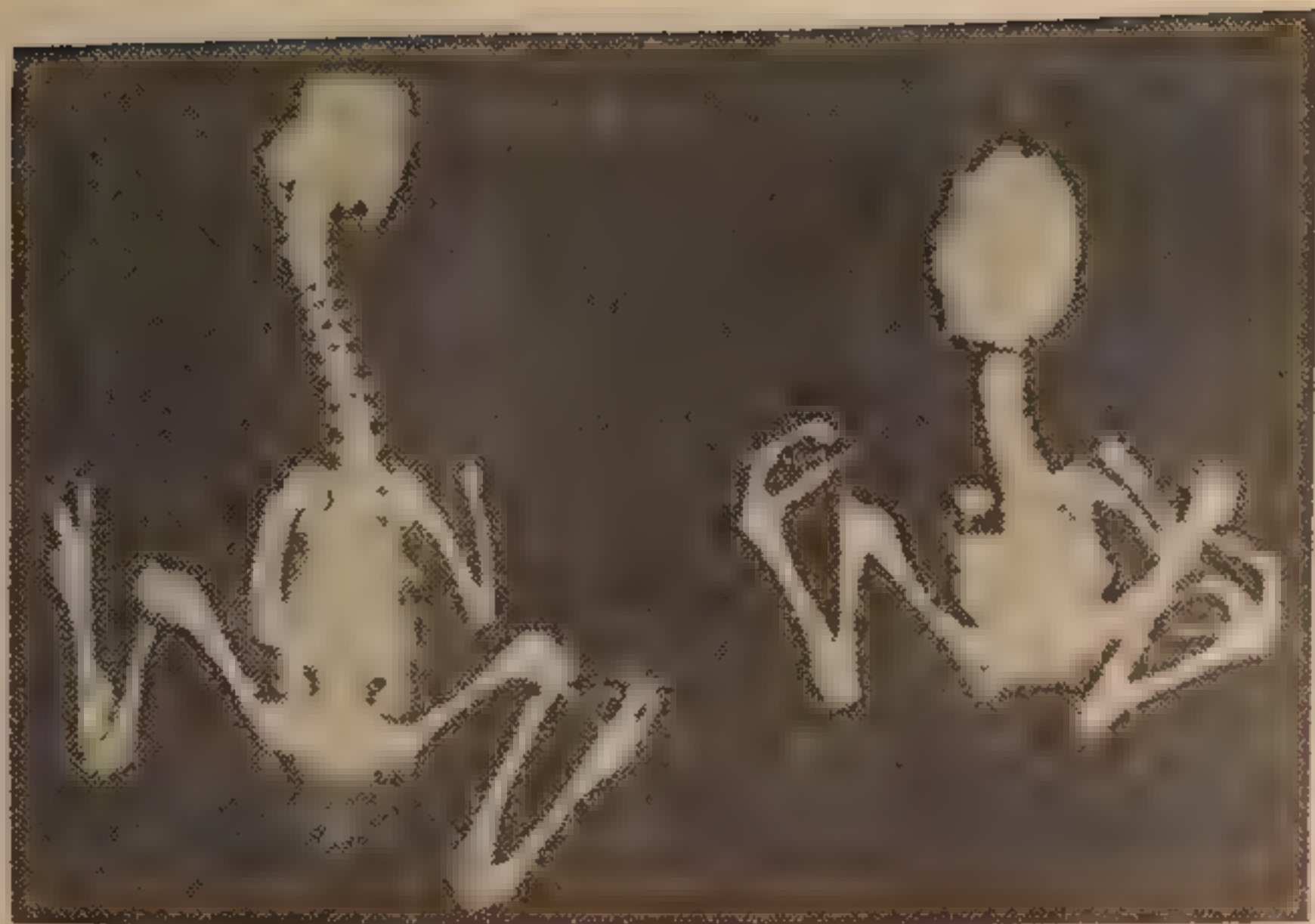


Рис. 71. Укорочение осевого скелета у индейки (справа); слева — нормальный скелет (по А с м у н - д с о н у, 1942).

Появление одинаковых наследственных дефектов у разных видов животных

Анализ многочисленных наследственных дефектов показал, что они во многих случаях появляются параллельно у разных видов домашних животных. Это относится к дефектам телосложения, размеров туловища, головы и глаз, конечностей, последнего отдела кишечного тракта, кожи, волосяного покрова и оперения, а также

нарушений обмена веществ. Так, например, укорочение осевого скелета наблюдается у телят, козы и индейки (рис. 65, 67, 71).

Очень важное значение имеет то обстоятельство, насколько глубоко тот или иной дефект затрагивает жизненные функции организма и на каких стадиях жизни животного он проявляется. Чем раньше сказывается это влияние и чем оно сильнее, тем раньше оно приводит к гибели.

Таблица 9

Летальные дефекты индеек и уток

| Локализация дефекта | Признак | Метод анализа | Наблюдаемое соотношение расщепления | Тип наследования | | | Автор |
|---------------------|---------|---------------|-------------------------------------|------------------|----------|-----------------------------------|-------|
| | | | | факторы | | ожидаемое соотношение расщепления | |
| | | | | число | действие | | |

Летальные дефекты индеек

| | | | | | | | |
|----------|---------------------------|----|-----------|---|---|---------------|------------------|
| Туловище | Укорочение позвоночника | Ск | 59 : 14 | 1 | Р | 54,8 : 18,2 | Асмундсон, 1942 |
| | Карликовость (микромелия) | Ск | 590 : 184 | 1 | Р | 580,5 : 193,5 | |
| Оперение | Летальная белая окраска | Ск | 184 : 45 | 1 | Р | 171,8 : 57,2 | Хатт и др., 1942 |
| | Блекло-бронзовая окраска | Ск | — | 1 | Р | — | |

Летальные дефекты уток

| | | | | | | | | |
|--------|---|----|-----------|---|----------|---------------------|------------|------------|
| Голова | Мозговая грыжа (<i>Hernia cerebialis</i>) | Ск | 119 | : | 168 | : | 335 | Рюст, 1932 |
| | | | ↓ | | ↓ | | ↓ | |
| | | | летальных | | хохлатых | | нормальных | |
| | | | 1 | | Д | 155,5 : 311 : 155,5 | | |

Таблица 10

Некоторые негенетические, экспериментально установленные причины дефектов
(Составлено по Корсу, 1957)

| Признак | Понижение температуры | Повышение температуры при лихорадке | Лучи Рентгена | Недостаток кислорода | Недостаток витамина А | Недостаток витамина В ₂ | Недостаток пантотеновой кислоты | Дефицит ацетаг | Дефицит пантотеновой кислоты | Дефицит рибофлавина | Дефицит фолиевой кислоты | Инфекция трипанбл | Инсулиновый шок (недостаток глюкозы) | Вирусные болезни | Болезни гормональной системы | Недостаток важных аминокислот | Недостаток ферментов | Недостаток микроэлементов | Инфекционные заболевания | Отравления | Нарушения обмена | Недостаток рибофлавина |
|------------------------|-----------------------|-------------------------------------|---------------|----------------------|-----------------------|------------------------------------|---------------------------------|----------------|------------------------------|---------------------|--------------------------|-------------------|--------------------------------------|------------------|------------------------------|-------------------------------|----------------------|---------------------------|--------------------------|------------|------------------|------------------------|
| Анепцефалия | | × | | × | × | | | | | | | | × | × | | | | | | | | |
| Микроэпцефалия | | | | × | × | | | | | | | | | × | | | | | | | | |
| Гидроцефалия | | | | × | × | | | | | | | | | × | | | | | | | | |
| Раздвоенное нёбо | | × | × | × | × | × | | | | | | × | × | | | | | | | | | |
| Укорочение челюстей | | | × | | × | × | | × | × | × | × | | | | × | | | | | | | |
| Отсутствие глаз | | | | × | × | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Микрофтальмия | | | × | × | × | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Циклопия (одноглазие) | | | | | × | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Отсутствие конечностей | | × | × | | | | × | | | | | × | × | | | | | | | | | |
| Укорочение конечностей | | × | × | | | | × | | | | | × | × | | | | | | | | | × |
| Атаксия мозжечка | | | | | | | | | | | | | | × | | | | | | | | |
| Гибель плода | × | × | | × | × | | | | | | | | | × | | × | × | × | × | × | × | |
| Нежизнеспособность | | | | | × | | | | | | | | | × | | × | | × | × | | × | |
| Анемия | | | | | | | | | | | | | | | | × | | × | | | | |

Некоторые негенетические, экспериментально установленные причины дефектов
(Составлено по Корсу, 1957)

| Признак | Понижение температуры | Повышение температуры при лихорадке | Лучи Рентгена | Недостаток кислорода | Недостаток витамина А | Недостаток витамина В ₂ | Недостаток пантотеновой кислоты | Дача кортизон-ацетата | Дача пантотеновой кислоты | Дача рибофлавина | Дача фолиевой кислоты | Инъекция трипанблау | Инсулиновый шок (недостаток глк козы) | Вирусные болезни | Болезни гормональной системы | Недостаток важных аминокислот | Недостаток ферментов | Недостаток микроэлементов | Инфекционные заболевания | Отравления | Нарушения обмена | Недостаток рибофлавина |
|------------------------|-----------------------|-------------------------------------|---------------|----------------------|-----------------------|------------------------------------|---------------------------------|-----------------------|---------------------------|------------------|-----------------------|---------------------|---------------------------------------|------------------|------------------------------|-------------------------------|----------------------|---------------------------|--------------------------|------------|------------------|------------------------|
| Аннецефалия | | × | | × | × | | | | | | | | × | × | | | | | | | | |
| Микроцефалия | | | | × | × | | | | | | | | | × | | | | | | | | |
| Гидроцефалия | | | | × | × | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Раздвоенное небо | | × | × | × | × | × | | | | | | × | × | | | | | | | | | |
| Укорочение челюстей | | | × | | × | × | | × | × | × | × | | | | × | | | | | | | |
| Отсутствие глаз | | | | × | × | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Микрофтальмия | | | × | × | × | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Циклопия (одноглазие) | | | | | × | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Отсутствие конечностей | | × | × | | | | × | | | | | × | × | | | | | | | | | |
| Укорочение конечностей | | × | × | | | | × | | | | | × | × | | | | | | | | | × |
| Атаксия мозжечка | | | | | | | | | | | | | | × | | | | | | | | |
| Гибель плода | × | × | | × | × | | | | | | | | | × | | | × | × | × | × | × | |
| Нежизнеспособность | | | | | × | | | | | | | | | × | | | × | × | × | | × | |
| Анемия | | | | | | | | | | | | | | | | × | | × | | | | |

V. Негенетические причины появления дефектов

Первое время, после того как были открыты летальные факторы и ученые обнаружили их у домашних животных, появление у сельскохозяйственных животных каких-либо недостатков непременно сводилось к наследственным влияниям. Однако вскоре было доказано, что многие физические и физиологические дефекты, появление которых хотели объяснить наследственностью, могут быть получены и экспериментальным путем.

К о р с (1957) указывает, что негенетические дефекты домашних животных могут быть вызваны следующими причинами.

1. Физические: тесная оболочка яйца, недостаток плодовой жидкости, перетяжки амниона, ушиб, удар, облучение (рентгеновское, радиоактивное, воздействие ультразвуком), изменение температуры, недостаток света.

2. Нарушения питания и обмена веществ: отсутствие или недостаток определенных питательных веществ, в том числе витаминов, минеральных веществ, микроэлементов, белка, недостаток кислорода, нарушения гормональных процессов.

3. Химические яды.

4. Инфекционно-токсические: бактерии, вирусы, антитела.

При экспериментальном получении аномалий выяснилось, что у определенной части особей эти естественные или искусственные воздействия вызывают такую же фенотипическую реакцию, как и наследственно обусловленные дефекты. Отсюда К о р с (1957) вывел закон, что «отклонения в развитии возможны только в заданном направлении, то есть, что эти реакции в известной степени однотипны». Выяснилось также, что фенкопии, как правило, обнаруживают большую изменчивость, чем мутанты.

Поэтому наряду с важнейшими наследственно обусловленными дефектами, приведенными в таблицах 1—9, мы особо перечислили экспериментально обусловленные, ненаследственные причины аномалий (табл. 10). Из таблицы видно, что те же дефекты, о которых ранее упоминалось как о наследственных, могут иметь и ненаследственную природу.

VI. Общее значение дефектов

Хотя наследственные дефекты в их совокупности не имеют такого значения, как признаки продуктивности, однако при более широком распространении они могут нанести значительный экономический ущерб животноводству. Поэтому само собой разумеется, что уже по одной этой причине следует уделять им большое внимание.

Большое принципиальное значение имеют эти аномалии для биологии и племенного дела. Изучение их будет способствовать определению аллелей, принимающих участие в формировании нормальных животных.

ЛИТЕРАТУРА

- A d a m e t z L., Neues über den disproportionierten Zwergwuchs (achondroplasia) als rasenbildende Domestikationsmutation, *Z. f. Tierzüchtung u. Züchtungsbiologie*, 3, 125—140, 1925.
- A r r i l l a g a C. G., Dwarf cattle for the tropics, *J. Heredity*, 40, 167—168, 1949.
- B a k e r M. L., «Dwarfism» in Aberdeen-Angus cattle, *J. Heredity*, 42, 141—143, 1951.
- B u t z H., Erbkrankheiten bei Jungtieren und ihre Bedeutung für Aufzuchtverluste, *Züchtungskunde*, 29, 426—435, 1957.
- C a s t l e W. E., M o o r e L., Mutations of mink under domestication, *J. Heredity*, 37, 137—145, 1946.
- C a s t l e W. E., The ABC of colour inheritance in horses, *Genetics*, 33, 22—35, 1948.
- C a s t l e W. E., L i t t l e C. C., On a modified Mendelian ratio among yellow mice, *Science*, 32, 868—870, 1910.
- C o h r s P., Angeborene, aber nicht erbliche Krankheiten der Haustiere, *Züchtungskunde*, 29, 418—426, 1957.

- Cohrs P., Embryo- und Fetopathien, *Monatshefte Vet. med.*, 12, 369—372, 1957.
- Cole L. J., Shackelford R. M., White spotting in the fox, *Amer. Nat.*, 77, 289—321, 1943.
- Crary D. D., Sawin P. B., A second recessive achondroplasia in the domestic rabbit, *J. Heredity*, 43, 225—259, 1952.
- Cuénot L., Les races pures et leur combinaisons chez les souris, *Arch. Zool. exp. et gén.* 3, 123—132, 1905.
- Fischer H., Memet Adinata M., Atresia ani — a new lethal factor in sheep, *Hemera Zoa*, 1, 64, 1957.
- Fischer H., Die *Brachygnathia superior*, ein Erbfehler bei der Ziege, *Dtsch. Tierärztl. Wschr. Beil.*, 5, 122, 1955.
- Greene H. S. N., A dwarf mutation in the rabbit. The constitutional influence on homozygous and heterozygous individuals, *J. exp. Med.*, 71, 839—855, 1940.
- Hadley F. B., Congenital epithelial defects of calves, *J. Heredity*, 18, 487—495, 1927.
- Hadorn E., Zur Pleiotropie der Genwirkung. *Arch. Jul. Klaus-Stiftg. Ergänzungsband* zu Band 20, 82—95, 1945.
- Hadorn E., Begriffe und Termini zur Systematik der Letalfaktoren, *Arch. Jul. Klaus-Stiftg.*, 24, 105—113, 1949.
- Hadorn E., Approaches to the study of developmental and biochemical effects of mutations, *IX. Int. Congr. Genetics Bellagio 1953*, 1954.
- Hutt F. B., Child G. P., Congenital tremor in young chicks, *J. Heredity*, 25, 341—350, 1934.
- Johansson I., Variations in the manifestation of lethal characters in the Swedish breeds of cattle, *Proc. 7 Int. Genet. Congr. Edinb. 1939*, 169, 1941.
- Johansson I., The inheritance of the platinum and white face characters in the fox, *Hereditas*, 33, 152—174, 1947.
- Kislofsky D., Naked — a recessive mutation in the rabbit, *J. Heredity*, 19, 438—439, 1928.
- Lauprecht E., Anatomische und physiologische Defekte bei landwirtschaftlichen Nutztieren, *Züchtungskunde*, 30 (6), 1958.
- Лютиков К. М., Безволосость у животных (крупный рогатый скот), *Успехи современной биологии*, 2, 269—286, 1938.
- Löje K., Lähme der Hinterbeine bei roten Dänenkälbern, *Tidsehr. Landokon.*, 10, 517—549, 1930.
- Mohr O. L., Ankylosis, ossification of the articulation of the lower jaw, *Naturens Verden*, 14, 1—31, 1930.
- Mohr O. L., Lethal genes in higher animals and man, *Rel. IV. Congr. Internaz. Patol. Comp. Roma*, 247—263, 1939.
- Mohr O. L., Tuff P., The Norwegian platinum fox, *J. Heredity*, 30, 227—234, 1939.
- Moore L., Keeler C. E., Note on certain Mendelian ratios in mink, *J. Heredity*, 38, 380, 1947.
- Nachtsheim H., Über eine erbliche Nervenkrankheit (Syringomyelie) beim Kaninchen, *Z. f. Peltztier- und Rauchwarenkunde*, 3, 1931.
- Nachtsheim H., Schüttellähmung — ein Beispiel für ein einfach mendelndes rezessives Nervenleiden beim Kaninchen, *Der Erbarzt*, 1, 36—38, 1934.
- Nachtsheim H., Erbliche Zahnanomalien beim Kaninchen., *Züchtungskunde*, 11, 273—287, 1936.
- Nachtsheim H., Erbpathologie des Kaninchens, *Erbarzt*, 4, 1937.
- Nachtsheim H., Ergebnisse u. Probleme der vergleichenden u. experimentellen Erbpathologie, *Jenaische Zschr. Med. Naturw.*, 76, 81—108, 1943.
- Nachtsheim H., u. Klein H., *Hydrops congenitus universalis* beim Kaninchen, eine erbliche fetale Erythroblastose, *Abhdlg. d. Dtsch. Akad. d. Wissensch. zu Berlin, Math. naturw. Kl.* 5, 1947.
- Nachtsheim H., The Pelger-anomaly in man and rabbit, *J. Heredity*, 41, 131—137, 1950.
- Pearce L., Brown W. H., Lethal chondrodystrophia in rabbit, *J. Exp. Med.*, 82, 261—295, 1945.
- Regan W. M., Mead S. W., Gregory P. W., An inherited skin defect in cattle, *J. Heredity*, 26, 357—362, 1935.
- Roberts J. A., Fraser, A hereditary lethal deformity in newborn lambs, *J. Min. Agric.*, 33, 795, 1926.
- Smith S. E., Whitaker C. H., Davids L. F., Noble P. V., The inheritance of three coat colour mutations in ranch-raised minks, *J. Heredity*, 32, 173—176, 1941.
- Wriedt C., Vererbung von weichen und harten (steifen) Haaren im Gesicht des Schafes, *Z. f. Tierz. u. Züchtungsbiol.*, 3, 231, 1925.
- Wriedt C., Letale Faktoren, *Z. f. Tierz. u. Züchtungsbiol.*, 3, 223—230, 1925.

Ссылки на литературу, упоминаемую в тексте, но не приведенную в этом списке, см. в кн. П. Коха, Х. Фишера и Х. Шумана *Erbpathologie der landwirtschaftlichen Haustiere*, Verlag Paul Parey, Berlin und Hamburg, 1957

ГЛАВА СЕДЬМАЯ

Устойчивость к заболеваниям

Проф. д-р К. Эрикссон

Высшая ветеринарная школа, Стокгольм

Под устойчивостью (резистентностью) к заболеваниям в широком смысле слова понимают невосприимчивость живого организма к болезням, а также способность его противостоять им. Это свойство может быть врожденным или приобретенным. Особи с высокой резистентностью к различным заболеваниям обладают как врожденной, закрепленной в их генотипе конституциональной сопротивляемостью, так и приобретенной под воздействием различных влияний среды.

В данной главе мы рассмотрим главным образом врожденную устойчивость к болезням; о приобретенной же будем говорить лишь в тех случаях, когда распознавание ее представляет определенные затруднения.

1. Конституция и устойчивость к заболеваниям

Уже с давних пор хорошая конституция считалась признаком высокой устойчивости к заболеваниям. Зарождение учения о конституции связано с именем Гипократа, который считал болезнь реакцией организма на влияния внешней среды. Гипократ не проводил различия между разными болезнями, а рассматривал их как симптом нарушения нормального соотношения четырех конституциональных гуморальных элементов — крови, слизи, желчи из печени и желчи из селезенки, из которых состоит живой организм. Поэтому лечение болезней сводилось к конституциональной терапии в виде кровопускания, дачи слабительных и потогонных.

Впоследствии учение Гипократа о конституции неоднократно видоизменялось, причем некоторые авторы связывали конституцию с современным понятием о генотипе (как о совокупности всех наследственных задатков особи) и фенотипе (как конечном продукте взаимодействия генотипа и среды), а другие не признавали этой связи.

Конституция означает качество и затрагивает основные особенности организма, в то время как под кондицией подразумевают лишь случайное состояние особи (упитанности, тренированности и т. д.). Основой конституции является генотип особи как в отношении морфологических, так и физиологических признаков. Хорошая конституция предполагает такой генотип, который хорошо приспособлен как к условиям среды, в которых должно жить животное, так и к требуемой от него производительности. Характерным признаком такой конституции является здоровье, высокая плодовитость и продуктивность и долголетие.



Рис. 72. Лептосомный тип лошади (рыси-
стая порода — «теплокровный» тип).



Рис. 73. Эйрисомный тип лошади (арден-
ский тяжеловоз — «холоднокровный»
тип).

С понятием конституции в животноводстве связано большое число признаков. Так говорят о сухой, плотной конституции в отличие от рыхлой, лимфатической. По аналогии с конституциональными типами человека некоторые авторы пытались классифицировать типы конституции животных, руководствуясь при этом их определенными морфологическими и функциональными признаками или сочетанием этих признаков. Так, в зависимости от конституции домашних животных делили на два основных типа — лептосомный и эйрисомный. К первому типу относили английскую чистокровную лошадь, современный бекопный тип свиней и т. д., ко второму — арденскую породу лошадей и более старый сальный тип свиней (рис. 72 и 73).

Однако учение о конституции утратило свое значение¹, когда выяснилось, что генетическая конституция (генотип) не представляет собой единого целого, а складывается из множества генетических детерминант (генов), локализованных в хромосомах клеточного ядра. Сочетание отдельных элементов конституции может быть самым различным, и поэтому нельзя ожидать получения застывших конституциональных типов, несмотря на то, что некоторые основные видовые и породные признаки остаются неизменными.

Отсюда следует, что степень врожденной устойчивости к заболеваниям может быть различной. Каждая отдельная особь не может обладать эффективными защитными средствами против всевозможных заболеваний. В лучшем случае она будет более или менее невосприимчивой по отношению к одному из наиболее обычных болезнетворных агентов, преобладающих в той среде, откуда происходит данное животное и где оно живет. Разумеется, не следует рассчитывать на получение животных, обладающих универсальной резистентностью, несмотря на то, что встречаются особи, отличающиеся большей конституциональной устойчивостью по сравнению с другими.

Предпосылкой крепкого здоровья является прежде всего отсутствие врожденного предрасположения к болезням. Кроме летальных дефектов и других нарушений функций размножения наследственной природы, известно большое число врожденных заболеваний отдельных органов и целых систем. Биохимическая генетика, находящаяся сейчас на интересной фазе своего развития, открыла также пути для более детального изучения заболеваний обмена веществ с точки зрения генетики. Генные мутации могут

¹ С этим утверждением автора нельзя согласиться. В основе учения о конституции лежат коррелятивная изменчивость и зависимость между разными признаками и физиологическими отправлениями, значение которых не только не утратилось, но все более возрастает. — Прим. ред.

вызвать более или менее глубокие нарушения обмена веществ путем количественных или качественных изменений той или иной контролируемой генами ферментативной реакции, которая, в свою очередь, является неотъемлемым звеном в цепи реакций, необходимых для поддержания нормального состояния здоровья. Примером этому может служить ненормальное выделение мочевой кислоты у далматских собак. Различная потребность живого организма в биокатализаторах также, по-видимому, обусловлена генетически. Так, Хатт (1949) отмечает, что некоторые породы кур, более устойчивые к заболеваниям, вызванным минеральной и витаминной недостаточностью, обладают также меньшей потребностью в минеральных веществах и витаминах, чем другие. Встречаются также индивидуальные различия внутри пород.

Обычно устойчивость к заболеванию является более или менее специфической и направлена против одного или нескольких патогенных факторов. В особенности это относится к инфекционным заболеваниям, которые представляют наибольший интерес и которым будет уделено главное внимание в данном разделе.

II. Устойчивость к инфекционным болезням

Общеизвестно, что некоторые виды животных невосприимчивы к инфекционным заболеваниям, тогда как другие легко поражаются ими. Холоднокровные животные невосприимчивы к инфекционным болезням теплокровных. Птицы устойчивы к некоторым (но не всем) инфекционным болезням, встречающимся у млекопитающих, и, наоборот, имеются также известные видовые отличия, например восприимчивость лошадей к сальмо, инфекционной анемии, инфекционному энцефаломиелииту и др., к которым крупный рогатый скот невосприимчив, но, как все парнокопытные животные, восприимчив к ящуру.

Известные различия в восприимчивости к заболеваниям, хотя и менее ярко выраженные, встречаются и между различными породами одного и того же вида животных, так же как и между отдельными особями в пределах одной породы. Так, восточноевропейские степные породы крупного рогатого скота более устойчивы к чуме, чем средне- и западноевропейские культурные породы, а равнинные породы Индии и Южной Африки более устойчивы, чем высокогорные. Однако нет уверенности в том, что эти различия прочно закреплены генетически; отчасти они могут быть обусловлены приспособленностью к условиям окружающей среды и приобретенным иммунитетом. Этим же объясняется и большая устойчивость тропических и субтропических пород крупного рогатого скота к инфекционным и эндемическим протозойным заболеваниям, равно как и способность их хорошо переносить тропический климат.

Нет никаких сомнений в том, что видовые различия в устойчивости к различным инфекционным заболеваниям обусловлены генетически. Однако эта наследственная резистентность не обладает простой иммунологической природой. Весьма эффективные межвидовые барьеры резистентности создаются скорее генетически обусловленными анатомо-физиологическими и биолого-химическими различиями. Различные условия среды, в которых живут разнообразные виды животных, также играют большую роль.

Одни только различия в температуре тела между холоднокровными и теплокровными животными, равно как и между птицами и млекопитающими, имеют важное значение для резистентности.

Труднее определить, являются ли межпородные, и в еще большей степени индивидуальные, различия в резистентности обусловленными генетически или нет. Здесь нужно уметь отличать врожденную резистентность от приобретенного активного или пассивного иммунитета. Иммунитет может быть приобретен уже на плодной стадии развития от

матери путем перехода антигенов (активная иммунизация) или антител (пассивная иммунизация) через плаценту к плоду. Кроме того, новорожденным животным могут получить антитела и трофическим путем вместе с молозивом. Болезнетворное начало передается плоду и постнатально от матери или из окружающей среды, сопровождаясь при этом активной иммунизацией.

Разумеется эти приобретенные формы иммунитета не наследуются, что уже в 1892 г. было доказано П. Эрлихом. Он иммунизировал мышей материнскими передавали потомству антитоксины через плаценту и молозиво. Этот приобретенный потомками пассивный иммунитет длился всего несколько месяцев и не передавался следующему поколению. Иммунизированные отцы не передавали иммунитета потомству. Эти данные были впоследствии подтверждены многими исследователями в сходных опытах с патогенными бактериями или бактериотоксинами. Следовательно, резистентные матери, которые приобрели активный иммунитет после перенесенной инфекции, дают потомство, обладающее временным пассивным иммунитетом (1—2 месяца после рождения) против того же самого инфекционного заболевания.

Еще труднее отличить врожденную резистентность от приобретенного активного иммунитета у новорожденных животных, получивших патогенное начало от матери или из окружающей среды. Животные, которые перенесли какое-либо инфекционное заболевание и приобрели при этом активный иммунитет против его возбудителя, могут в течение длительного времени оставаться носителями этого инфекционного начала и передавать его своему потомству. Это в особенности относится к подсосным маткам. Первое время после рождения детеныши защищены от инфекционных заболеваний пассивным иммунитетом, который они приобрели во время внутриутробного развития или трофическим путем вместе с молозивом в первый или на второй день жизни. Если детенышу передается инфекционное начало от матери, то он приобретает впоследствии активный иммунитет, который приходит на смену кратковременному пассивному иммунитету и может сохраняться в течение очень длительного времени. Поэтому не так легко решить, является ли иммунорезистентность двух следующих друг за другом поколений приобретенной или генетически обусловленной. Главное различие состоит в том, что первая рано или поздно утрачивается, а вторая передается от поколения к поколению.

Для различения этих двух видов резистентности разные авторы применяли различную методику; в основном опыты велись на протяжении четырех поколений.

Ниже мы приведем несколько примеров таких экспериментов, которые доказывают (или во всяком случае делают в высшей степени вероятным) существование наследственно обусловленной индивидуальной резистентности к различным инфекционным заболеваниям.

Наследственная устойчивость к инфекционным заболеваниям у лабораторных животных

Уже в 1905 г. Теобальд Смит опубликовал работу о резистентности морских свинок к токсину дифтерии. Как выяснилось, у некоторых матерей потомки были более резистентными к этому токсину, нежели у других или по сравнению с контрольной группой.

С. Райт и П. А. Льюис (1922) в опыте с близкородственным разведением морских свинок доказали, что инбредные животные менее устойчивы к бактериям туберкулеза человека, чем помеси. В числе пяти инбредных семейств (14-е поколение от спаривания братьев и сестер) оказалось, однако, одно (№ 35), где животные были более рези-

стентными, чем в других семействах. Резистентность определяли здесь числом дней, в течение которых подопытные животные реагировали на внутрибрюшинную инъекцию дозированной культурой бактерий туберкулеза. Скрещивания между семейством № 35 и инбредными линиями, обладающими невысокой резистентностью, показали доминирование более высокой резистентности семейства № 35; сказался также известный эффект гетерозиса. Устойчивость к туберкулезу не коррелировала ни с полом животного, ни с его жизненностью, ростом и плодовитостью.

Данные по наследованию резистентности к *Brucella abortus* у кроликов были опубликованы К о у л о м (1930) и М а н р е й с а (1932). На основании этих данных трудно сделать определенные выводы, однако они указывают на существование наследственных различий в устойчивости.

Имеется много данных о врожденной резистентности мышей и крыс ко многим инфекционным заболеваниям, свойственным этому виду животных, а также об их устойчивости к определенному типу опухолей.

Особый интерес представляют работы по изучению резистентности мышей к инфекциям, вызываемым бактериями группы *Salmonella* (паратиф). Речь идет здесь главным образом о *Salmonella typhi-murium* и *Salmonella enteritidis* (Г е р т н е р).

В е б с т е р (1923—1939), посвятивший много работ изучению паратифа мышей, делит животных, невосприимчивых к паратифу, на две группы: а) заболевших и затем выздоровевших и б) наследственно устойчивых к заболеванию. Первая группа, вырабатывая специальные агглютинины, приобретает иммунитет и может быть «здоровым» бактерионосителем; у второй группы возбудитель, проникающий в организм (перорально), не вызывает заболевания, а удаляется с кровью и экскрементами, при этом специфические агглютинины не вырабатываются.

Устойчивость к паратифу оказалась во всяком случае относительной, и В е б с т е р у удалось вывести путем селекции линии мышей, восприимчивые и невосприимчивые к *S. typhi-murium* и *S. enteritidis*. После перорального заражения *S. enteritidis* у животных восприимчивой линии в крови и экскрементах было обнаружено больше возбудителей, и они встречались там в течение более длительного времени, чем у невосприимчивых животных. Резистентность к *S. enteritidis* обуславливалась главным образом лишь одним доминантным геном. Г о у э н и Ш о т т (1933) и Х е т ц е р (1937) предполагают, что устойчивость к *S. typhi-murium* обуславливается множественными факторами.

Г о у э н и Ш о т т (1933), во избежание ошибок при определении врожденной и приобретенной резистентности, ввели замечательную методику, состоящую в том, что самок мышей, восприимчивых к *S. typhi-murium*, во время одной и той же течки спаривали как с резистентным, так и с нерезистентным самцом. Таким образом, в каждом помете были потомки от двух типов отцов, различавшиеся по окраске. Среди потомков резистентных отцов после перенесения заболевания выжило 47%, тогда как потомство от нерезистентных отцов погибло. Если бы существовала пассивная иммунизация со стороны матери, она сказалась бы положительно на обеих группах потомков.

Х и л л, Х е т с в е л л и Т о п л и (1940) инъецировали мышей эндотоксином, выделенным из *S. typhi-murium*, и вывели таким образом одну линию с более высокой резистентностью к этому токсину, чем у исходного материала. Испытания на резистентность начали лишь после того, как потомство достигло 12-недельного возраста, то есть когда полученные от матери иммунные тела можно было считать элиминированными. Замечательно, что устойчивая к токсинам линия была более восприимчива к заражению живой культурой *S. typhi-murium*, нежели неотселекционированные животные. Таким образом, резистентность к токсинам и резистентность к живым патогенным началам представляют собой различные явления.

Экспериментальным путем была доказана наследственная природа резистентности и по отношению к вирусным заболеваниям. Путем селекции Вебстеру (1933, 1937) удалось получить линии мышей как относительно резистентные, так и восприимчивые к инфекционному энцефаломиелииту овец и лимфоцитарному хориоменингиту человека. Гоуэн и Шотт (1933) доказали наследственную устойчивость мышей к псевдобешенству (болезнь Ауески, инфекционный бульбарный паралич). Инбредные линии мышей после внутрибрюшинной инъекции 20 мг кроличьего мозга, содержащего вирус, обнаружили различную степень устойчивости. После скрещивания животных из линии с высокой и низкой степенью устойчивости была получена промежуточная устойчивость (отсутствие доминирования).

Вирусорезистентность и резистентность к *S. enteritidis* (*S. typhi-murium*) оказались при комбинированном испытании независимыми друг от друга.

В экспериментах на мышах и крысах также было продемонстрировано наличие у них резистентности к инвазионным заболеваниям, имеющей, по-видимому, генетическую природу.

Врожденная резистентность к инфекционным заболеваниям у кур

Врожденная резистентность кур к инфекционным заболеваниям изучалась на основе их резистентности к трем особенно важным с экономической точки зрения инфекционным заболеваниям — пуллорозу, цыплят, тифу кур и лейкозу.

Пуллороз цыплят (белый понос цыплят) вызывается бактерией *Salmonella pullorum*, принадлежащей к паратифозной группе. В 1924 г. Робертс и Кард начали изучать резистентность к пуллорозу, вводя суточным цыплятам определенные дозы культуры *S. pullorum*. Авторы нашли известные индивидуальные и межпородные различия в степени устойчивости цыплят к этому заболеванию. Первые опубликованные авторами данные (1926—1927) не были, однако, свободны от ошибок. Более убедительными были работы, опубликованные ими после десяти лет селекционной работы с белыми леггорнами (1935). Путем селекции на устойчивость к пероральному заражению были получены линии, где выживало примерно 70% цыплят, тогда как выживаемость контроля равнялась лишь 28%. В результате скрещиваний между животными из восприимчивых и невосприимчивых к пуллорозу линий выяснилось, что устойчивость к нему обусловлена доминантным аутосомным геном.

Позднее Хатт и Шоулз (1941) показали, что белые леггорны обладают значительно более высокой устойчивостью к пуллорозу цыплят, чем такие породы, как род-айланд, виандот и плимутрок. Устойчивость не сцеплена с доминантной белой окраской леггорнов. Хатт и др. обнаружили, что у цыплят породы белый леггорн температура тела после вывода повышается в течение первых десяти дней сильнее, чем у род-айландов; авторы связали это явление с более высокой устойчивостью леггорнов к пуллорозу. По их мнению, более высокая температура тела ускоряет фагоцитоз и образование антител. Другие исследователи предполагают наличие связи между устойчивостью и концентрацией лимфоцитов в крови.

Тиф кур вызывается бактерией *Salmonella gallinarum*, родственной *S. pullorum*. В течение пяти лет Ламберт (1932) изучал устойчивость кур к этому заболеванию в специальных опытах. В качестве исходного материала было взято 220 цыплят породы леггорн, каждого из которых заражали *per os* большой дозой вирулентной культуры бактерии куриного тифа. Из зараженных цыплят погибло 105 голов, что составило 47,7%. Из выживших наиболее жизнеспособные были отобраны для получения поколения F_1 . Этим цыплятам в возрасте семи дней инъецировали внутрибрюшинно стандартную дозу (12×10^6) культуры возбудителей куриного тифа в физиоло-

гическом растворе. Ту же дозу вводили впоследствии каждому вновь полученному при селекции поколению цыплят и о результате судили по числу смертельных случаев от тифа кур через 21 день после инъекции (табл. 1).

Таблица 1

Селекция цыплят породы белый леггорн на устойчивость к *S. gallinarum*
(По В. Ф. Ламберту, 1932)

| Селекционируемое поколение | Опытная группа | | | Контрольная группа | | |
|----------------------------|--------------------|---------------|---------------|--------------------|---------------|---------------|
| | инъецировано, гол. | погибло, гол. | смертность, % | инъецировано, гол. | погибло, гол. | смертность, % |
| Исходный материал | 220 | 105 | 47,7 | — | — | — |
| F_1 (1927 г.) | 472 | 188 | 39,8 | 589 | 528 | 89,6 |
| F_2 (1928 г.) | 256 | 75 | 29,3 | 250 | 233 | 93,2 |
| F_3 (1929 г.) | 254 | 39 | 15,4 | 196 | 169 | 86,2 |
| F_4 (1930 г.) | 399 | 60 | 15,0 | 154 | 133 | 86,4 |
| F_5 (1931 г.) | 618 | 58 | 9,4 | 167 | 142 | 85,0 |

Селекция дала вполне ощутимый результат, во всяком случае до поколения F_3 включительно. Однако, учитывая, что отобранные в каждом поколении особи были потомками инъецированных (зараженных) родителей, можно предположить, что приобретенный ими пассивный иммунитет мог быть передан через яйцо. Вероятность этого усиливается данными Ламберта, проводившего опыты по реципрокному скрещиванию, которые показали, что у потомства, полученного от скрещивания отселекционированных петухов с неотселекционированными курочками, смертность составляла 63,5%, а у потомства неотселекционированных петухов и отселекционированных курочек она равна лишь 50,7%. Правда, оба эти показателя занимают промежуточное положение между показателями обоих родителей, а это говорит о том, что главное здесь — усиление врожденной устойчивости, хотя и приобретенная устойчивость также сыграла свою роль. Это положение вновь подтвердилось в опытах Ламберта с выжившими, несущими заразное начало курами (установлено путем агглютинации), которых сравнивали с устойчивыми (не несущими инфекционного начала), и в обоих случаях получили почти одинаковый результат.

Лейкозом кур называют комплекс болезней, вызываемых одним или несколькими вирусами и выражающийся в аномальной пролиферации первичных недифференцированных клеток крови миелогенного или лимфатического происхождения. Чаще встречается лимфатический тип лейкоза (лимфоматоз). Это может быть висцеральная форма лейкоза, которая сопровождается диффузными или опухолеподобными инфильтратами во внутренних органах, в особенности в печени, или нейральная форма с инфильтратами внутри или вокруг нервных стволов (нейролимфоматоз, паралич кур). Третья, глазная форма лимфоматоза встречается реже. Раньше причиной висцерального и нейрального лимфоматоза считали один и тот же вирус, но более новые исследования показывают, что эти формы обуславливаются различными вирусами.

Лейкоз кур, под которым подразумевают обычно висцеральный и нейральный лимфоматоз, считается самой распространенной болезнью кур.

Уже в 1932 г. Асмундсон и Били сообщили о различной устойчивости к этому заболеванию разных семейств кур.

Позднее Хатт с сотр. в своих селекционных опытах и испытаниях на резистентность, особенно в длительных опытах, поставленных в Корнеллском университете, подтвердили, что различная степень устойчивости к лейкозу обусловлена генетически. В Корнеллском университете селекционная работа с курами ведется с 1935 г. В качестве исходного материала

была взята неотселекционированная популяция белых леггорнов и путем непрерывной селекции выведены две устойчивые и одна неустойчивая линия, которые в равной мере подверглись естественному заражению и в дальнейшем содержались в одинаковых условиях. За меру устойчивости к лейкозу принимали процент отхода молодняка в возрасте от 43 до 500 дней. Хатт и Коул сообщили, что после 15 лет селекционной работы отход птицы в неустойчивой линии составил 50—60%, а в устойчивых линиях — лишь 5%.

Заслуживает внимания также тот факт, что одним из звеньев селекционной работы было регулярное испытание качеств потомства петухов, полученных от лучших кур стада, причем среди петухов велся отбор как на устойчивость к заболеваниям (главным образом к лейкозу), так и на способность передавать потомству задатки хорошей яйценоскости, скороспелости, размеров (живого веса) и хорошей плодовитости. Хатт указывает, что получить петухов с желательными задатками по такому большому числу признаков очень трудно. С этой целью он в течение многих лет применял особую систему подбора — ротацию производителей в одном и том же маточном гнезде (multiple shifts), которая позволяет провести оценку потомства максимально возможного числа петухов.

Цыплята наиболее восприимчивы к лейкозу в течение первых 2—3 недель жизни. Кеннард и Чемберлин (1936) и Джонстон и Уилсон (1937) показали, что с лейкозом можно эффективно бороться, если выращивать цыплят изолированно от взрослой птицы до 5-месячного возраста. После этого их можно содержать вместе с взрослой птицей, не опасаясь большого процента заболеваний лейкозом. Это относится как к устойчивым, так и к неустойчивым линиям. Иными словами, здесь наблюдается общая тенденция к увеличению степени устойчивости с возрастом, причем она проявляется независимо от возможной врожденной устойчивости. Связана ли возрастная устойчивость с возможным переносом инфекционного начала через яйцо к зародышу, неизвестно. Группа исследователей из лаборатории птицеводства в Ист-Лансинге пришли к выводу, что перенос заразного начала лейкоза происходит через яйцо, в то время как работники Корнеллского университета это отрицают. По всей вероятности, это можно объяснить тем, что в Ист-Лансинге изучали главным образом висцеральную форму лейкоза, а в Корнеллском университете — нейральную. Так, Хатт и Коул сообщают (1954), что в неустойчивой линии 42,1% случаев приходится на нейральную, 7,5% — на висцеральную и лишь 1,1% — на глазную форму лейкоза, тогда как в устойчивых линиях эти показатели составляли соответственно 1,7, 2,7 и 0,2%. Отсюда ясно, почему в Корнеллском университете селекция на устойчивость дала несравненно лучшие результаты по нейральным формам лейкоза (рис. 74).

В этой связи следует упомянуть, что Бурмейстер и Джендри (Ист-Лансинг, 1954) доказали наличие вируса, вызывающего висцеральный лейкоз, в кале и выделениях из ротовой и носовой полостей как

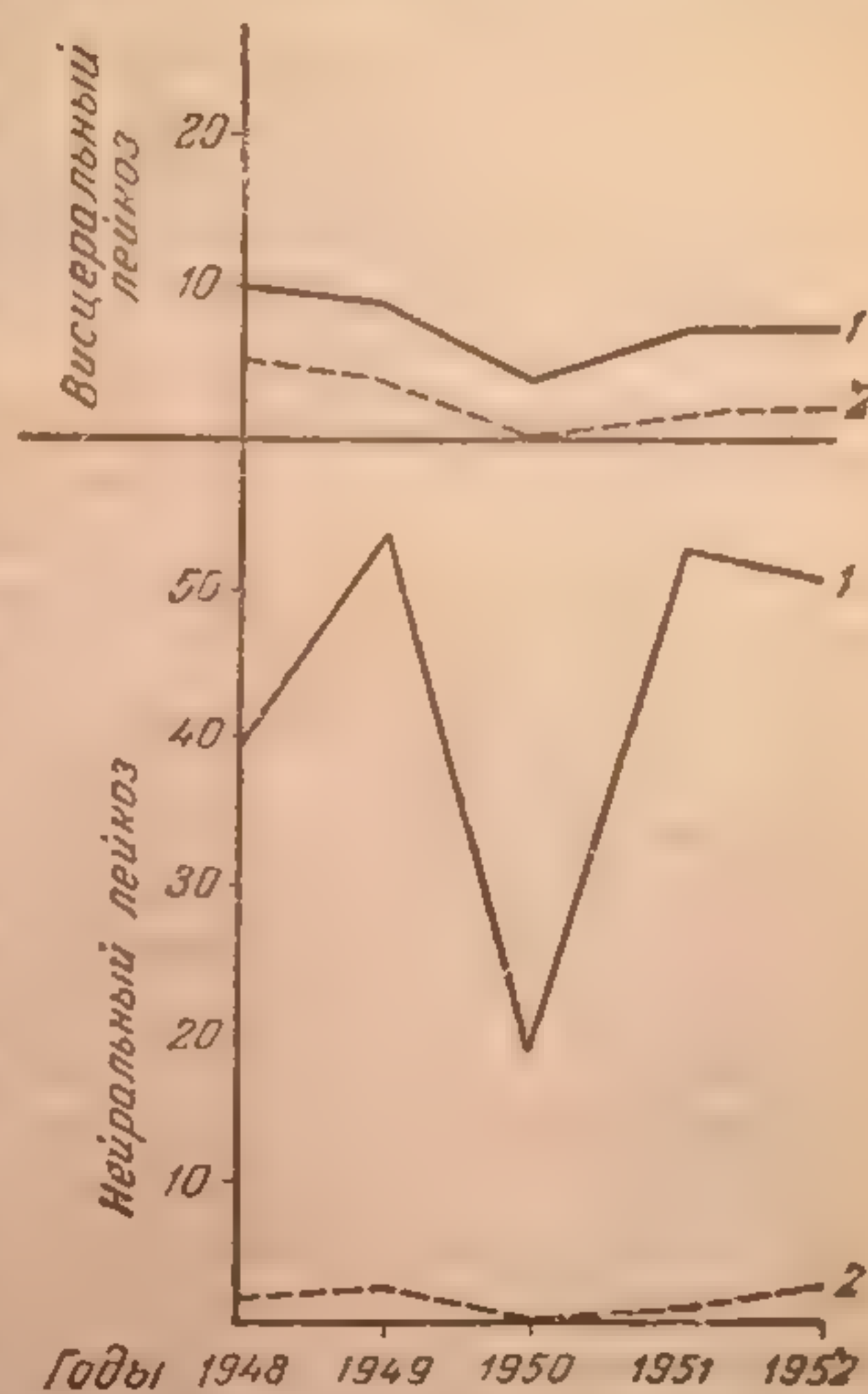


Рис. 74. Смертность (%) при нейральном и висцеральном лейкозе у белых леггорнов в возрасте от 43 до 500 дней за период с 1948 по 1952 г.:

1 — восприимчивая линия; 2 — резистентная линия (Корнеллский университет, по Хатту и Коулу, 1954).

у больных лейкозом, так и у здоровых кур, которые могли быть носителями инфекционного начала.

Проблема лейкоза кур еще не решена окончательно. Несомненно только то, что Хатту с сотр. удалось разработать доступную для практического птицеводства программу борьбы с лейкозом, которая состоит в селекции на устойчивость и в изолированном выращивании молодняка в течение первых месяцев жизни.

Врожденная резистентность к инфекционным заболеваниям у крупных домашних животных

Многочисленные наблюдения, полученные при борьбе с эпизоотиями домашних животных, говорят о наличии как индивидуальных, так и породных различий в устойчивости к инфекционным заболеваниям. Однако аргументированно доказать, что дело здесь идет о наследственной, а не о приобретенной устойчивости, очень трудно. Вести подобные эксперименты на крупных домашних животных вообще невозможно. Ниже мы расскажем о некоторых новых исследованиях, которые подкрепляют гипотезу о генетической природе резистентности.

У лошадей встречается вызываемый вирусом энцефаломиелит, известный в Европе под названием болезни Борна. Изучено не менее четырех разновидностей этого вируса, каждая из которых обладает специфическими иммунологическими свойствами. В западных штатах США встречается один тип энцефаломиелита лошадей, а в восточных штатах — другой; оба они оказываются патогенными и для человека. Возбудитель переносится кровососущими насекомыми (москитами). В западных штатах во время эпизоотии энцефаломиелита (1937—1938 гг.) погибло около 350 тыс. лошадей. В июле 1938 г. эпизоотия захватила и опытную животноводческую станцию в Монтане. В это время на станции содержалась 221 голова чистопородных и помесных животных, в том числе 31 голова чистокровных и помесных лошадей породы нониус. В этой последней группе заболело 18 голов, что составило 58,1%. Из 190 лошадей других пород заболело всего 12 (6,3%) (подробнее об этом см. у Ламберта, Шпилмана и Осборна, 1939).

Молодняк более восприимчив к этому заболеванию, чем взрослые лошади. Из 41 головы молодняка, находившегося на этой станции, было 22 жеребенка породы нониус и 19 жеребят, принадлежавших к другим породам. В первой группе заболело 16 голов (72,2%), во второй — 2 (10,5%). Кроме того, из лошадей породы нониус в возрасте 12 месяцев заболели 2, а из 27 лошадей других пород того же возраста — 3. Всего из заболевших энцефаломиелитом 30 лошадей погибло 7, в том числе 6 лошадей породы нониус. Все лошади содержались на одном и том же пастбище, так что они были подвержены инфекции в одинаковой степени.

По мнению автора, такой исход заболевания свидетельствует о том, что порода нониус особенно восприимчива к разновидности вируса энцефаломиелита, распространенного в западных штатах США. Восприимчивость считается доминантной по отношению к устойчивости, потому что помесные нониусы были столь же восприимчивы, как и чистопородные.

В опытах со свиньями Камерон, Грегори и Хью (1943) вывели путем инбридинга линию беркширов, устойчивую к *Brucella suis*. Наличие устойчивости определяли путем введения 12-недельным пороссятам *per os* вирулентной культуры *Brucella suis* и последующей пробой на агглютинацию, причем наличие специфических агглютининов считалось восприимчивостью, а отсутствие их — устойчивостью к *B. suis*.

Интересны некоторые новые исследования по наследственному предрасположению к маститу у крупного рогатого скота. Цейтц (1924), Цигер (1932), Уайт и Ибсен (1934) наблюдали в одном семействе случаи мастита, говорящие о наследственном влиянии.

У о р д (1938) собрал данные в встречаемости мастита по 9 стадам коров в Новой Зеландии и проверил правильность поставленного диагноза определением концентрации лейкоцитов в пробе молока. Он нашел, что из 230 коров, матери которых не обнаруживали признаков мастита, заболели маститом, это заболевание обнаружилось у 225 (58%). М э р ф и и др. (1944) исследовали в течение шести лет стадо гернсейских коров и провели сравнение двух семейств (матери, дочери, дочери — дочери), в результате чего выяснилось, что в одном семействе стрептококковый мастит наблюдался в течение 24% всего времени лактации коров, а стафилококковый — 39,3%; в другом семействе эти показатели составляли соответственно 0,9 и 10,9%. Кроме бактериологического анализа, при диагностике мастита использовались и другие методы: подсчет лейкоцитов, пробные дойки в контрольный сосуд и клиническое исследование вымени.

Л а ш (1950) провел статистическую обработку материала, полученного при исследовании 27 стад крупного рогатого скота в Новой Зеландии. Исследовались 494 коровы в возрасте не менее 8 лет, в том числе 214 коров, болевших маститом (восприимчивые к маститу), и 280 свободных от этого заболевания (устойчивые к маститу), а также их дочери, разделенные на два класса по тому же принципу. Больных маститом дочерей учитывали, невзирая на возраст, а здоровых — только в возрасте не менее 8 лет. Диагноз мастита основывался на клиническом исследовании и подсчете лейкоцитов.

Л а ш нашел, что регрессия дочерей на матерей внутри стад в отношении устойчивости к маститу составляла 0,19 со стандартным отклонением 0,08. Показатель наследуемости достигал $0,38 \pm 0,16$.

Л и г е й т с и Г р и н н е л з (1952) исследовали в Северной Каролине 11 молочных стад, в которых насчитывалось 959 коров, в том числе 490 (51,1%) больных маститом. Диагноз устанавливали по бактериологическому исследованию и подсчету лейкоцитов в пробе молока. Коровы, у которых было обнаружено 500 000 или более лейкоцитов на 1 мл молока и наличие стрептококков или стафилококков, считались больными маститом.

Авторы вычислили регрессию дочерей на матерей в отношении устойчивости к маститу внутри стад и внутри пород, а также корреляцию между полусестрами по отцу и определили наследуемость этого признака в $0,27 \pm 0,10$.

Фенотипическую связь между заболеваемостью маститом и молочностью в течение первой лактации установить не удалось. Корреляция между содержанием жира в молоке и маститом составляла всего 0,006, а между количеством молока и маститом — 0,015. Однако авторы подчеркивают, что эту взаимосвязь надо изучать в течение последующих лактаций, когда молочная продуктивность достигает своего максимума.

Упомянутые исследования безусловно указывают на влияние наследственных факторов на устойчивость к маститу. Каков характер этого генетического влияния — неизвестно. Немаловажную роль здесь, по-видимому, играет анатомическое строение вымени и сосков. Известно, например, что зависящее вымя располагает к травмам вымени и сосков, откуда вытекает опасность заболевания маститом. М э р ф и (1945) исследовал слизистую оболочку сосковых цистерн на наличие карманов и складок в их стенке, как на возможные промежуточные позиции бактерий и резервуар болезнетворного начала. Предположение его, однако, не подтвердилось, так как ему не удалось доказать, что топография слизистой оболочки сосковых цистерн у различных коров в какой-то мере причастна к возникновению мастита.

Из опыта борьбы с туберкулезом получено много данных, которые наводят на мысль о наличии у животных наследственной устойчивости к туберкулезу, аналогично тому, как это имеет место в отношении человека. Однако о проведении специальных исследований или генетического анализа на крупном рогатом скоте сведений нет. Обзор литературы по этому вопросу дан Э р л и х о м (1935) и Ш е п е р о м (1936).

III. Природа приобретенной устойчивости к инфекционным заболеваниям

Принимая во внимание все рассмотренные выше примеры экспериментального и статистического изучения устойчивости животных к инфекционным заболеваниям, а также наблюдения из практики животноводства, нельзя сомневаться в том, что известную роль здесь играют генетические факторы. В растениеводстве известно немало убедительных примеров наследственной устойчивости культурных растений к заболеваниям, вызываемым бактериями, вирусами, грибами и паразитами. В мире животных эти отношения сложнее, в связи с чем изучение их затруднено. Устойчивость к инфекционным заболеваниям определяется следующими тремя основными факторами, которые взаимодействуют между собой:

- 1) инфекционное начало, его вирулентность и специфичность;
- 2) животное-хозяин, его восприимчивость и защитные средства;
- 3) окружающая среда и ее участие в единоборстве между организмом и возбудителем.

Сложное взаимодействие между этими тремя факторами еще полностью не выяснено. Благодаря новейшим исследованиям в области генетики бактерий и вирусологии появилась возможность выяснить некоторые взаимосвязи.

Бактерии и вирусы не обладают, как считалось раньше, константными признаками, такими, как вирулентность, антигенность и др. Они в такой же мере, как и другие живые организмы, подвержены постоянным мутациям, а особенности их размножения обуславливают повторные мутации и достижение ими фенотипического выражения за более короткие промежутки времени, чем у высших организмов. Кроме того, они могут подвергаться генотипическим изменениям под действием специальных механизмов, которые, насколько известно, у высших организмов не встречаются.

У хронических бактерионосителей (инфицированные, но устойчивые особи) мутировавшие бактерии могут дать начало штаммам с измененной вирулентностью, которые после освобождения данного стада от инфекции при условии заноса ее из больных стад могут вызывать новые или повторные вспышки заболеваний. Относительно авирулентные мутанты проявляют тенденцию сохраняться в устойчивом хозяине, причем эта устойчивость оказывается либо наследственной, либо приобретенной вследствие иммунизации.

Путем селекции мутантов, которые проявляют потребность в определенных аминокислотах (или других веществах) или отвращение к ним, популяция бактерий может быть изменена, чем, вероятно, объясняются противоречивые данные о влиянии диеты на некоторые инфекционные заболевания.

Различные ткапи (например, легочная, нервная) у животного-хозяина могут обладать различным избирательным действием по отношению к одной популяции бактерий и в то же время представлять благоприятную среду для развития мутантов с измененной вирулентностью.

Примером изменения вирулентности одной популяции бактерий может служить опыт Гоуэнса (1953) с авирулентными культурами *Salmonella gallinarum*. Он выделил 20 одиночных колоний *S. gallinarum* и 10 из них привил одной линии высокоустойчивых инбредных цыплят, а остальные — цыплятам восприимчивой линии. После 16 пассажей через организм 10-дневных цыплят, причем для каждого пассажа брали пробу на вирулентность, неожиданно во время одного из пассажей обнаружили изменения почти во всех культурах. Независимо от того, был ли организм цыпленка-хозяина устойчивым или восприимчивым, вирулентность культуры в результате этих изменений оказалась повышенной и при очередной пробе осталась на том же уровне.

Нередко эпизоотии носят сезонный характер. В этом случае на селекцию в гетерогенных популяциях бактерий или среди появившихся мутантов могут влиять климатические факторы и факторы питания.

При м у т а ц и и или с е л е к ц и и мы должны принимать в расчет генетическую рекомбинацию между различными штаммами бактерий или вирусов с последующим повышением вирулентности. Вспышку эпидемии злокачественного гриппа, господствовавшего в Европе в течение 1918-1919 гг., пытались объяснить рекомбинацией между двумя довольно доброкачественными вирусами инфлюэнцы, которые встречались на Европейском и Американском континентах и раньше. Эпидемия началась на западе Франции, где было размещено много американских военных частей, находившихся в контакте с европейскими войсками и гражданским населением.

Повышение вирулентности может происходить также в результате синтрофизма между различными мутантами, которые предъявляют неодинаковые требования к факторам роста (аминокислоты, витамины и т. д.). Опыты с бактериями группы *Salmonella* показали, что при одновременном заражении двумя различными мутантами они могут «взаимно прокормить» друг друга, если один из них образует продукты, которыми питается другой.

Путем трансформации и трансдукции (Браун, 1953) бактерии также могут приобретать новые наследственные качества, влияющие на их вирулентность.

Защитные средства хозяина против инфекции могут быть направлены или против самих бактерий, или против их токсинов. В борьбе против инфекционного начала участвуют не только иммунологические факторы, фагоцитоз, реакции тканей, но и множество факторов окружающей среды.

Очень велика роль бактерицидных свойств крови при врожденной, естественной, неспецифической устойчивости к патогенному началу. Пиллер и др. (1954, 1955) нашли в сыворотке крови новый белок, названный ими пропердином, который при взаимодействии с другими факторами сыворотки может убивать некоторые бактерии и нейтрализовать вирусы.

IV. Наследственная устойчивость и ее роль в борьбе с заболеваниями

В растениеводстве путем выведения чистых линий, их размножения и использования для посева устойчивых к заболеваниям сортов достигнуты большие успехи в профилактике болезней. В животноводстве начали применять генетические методы только в борьбе с лейкозом коров. Борьба с эпизootиями ограничивается, как правило, охраной границ, карантинном, изоляцией, «выбраковкой», активной или пассивной иммунизацией, рациональным кормлением и содержанием, профилактическими мерами и т. д. Эти методы позволяют держать под контролем инфекционные заболевания, и к ним, по видимому, будут прибегать и в будущем, как к первоочередным защитным мероприятиям.

То обстоятельство, что генетические методы не получили широкого применения в практике борьбы с инфекционными заболеваниями, обусловлено тем, что мы еще слишком мало знаем о их возможностях и перспективах. Опыт экспериментальной селекции на устойчивость среди мелких животных показал, что получить абсолютно устойчивые линии очень трудно и это совсем невозможно, а если бы это даже и удалось, то такая устойчивость может утратиться как вследствие мутации у животного-хозяина, так и вследствие мутаций возбудителя или же путем случайных скрещиваний с неустойчивыми животными. Селекция на устойчивость хозяина, так и вирулентности болезнетворного начала. Осуществление такого контроля потребовало бы огромного штата технических работников, а также значительно больших средств, чем современные методы борьбы. В свою очередь, это не могло бы дать полной гарантии успеха. Кроме того, селекция на устойчивость идет очень медленно,

медленно, тогда как инфекционные заболевания носят в общем такой характер, когда необходимо быстрое вмешательство.

Это, однако, не исключает возможности того, что в процессе непрерывающейся исследовательской работы будут найдены такие приемы, среди которых селекция на устойчивость станет одним из звеньев борьбы с болезнями. Может быть, в будущем генетические методы будут в большей мере направлены на борьбу с агрессором (болезнетворным началом) и в меньшей — против животного-хозяина. В настоящее время генетика бактерий и вирусов находится в такой фазе своего развития, которое может привести к открытию новых перспектив и возможностей.

ЛИТЕРАТУРА

- Bendixen H. C., Prophylaxie des maladies infectieuses au point de vue des recherches sur l'hérédité et la constitution, Offices Intern. des Epizooties. Rapport No. 258, Paris, 1952.
- Braun W., Bacterial genetics, Philadelphia, 1953.
- Braun H., Hofmeier K., Holzhausen G. v., Die Vererbungsfrage in der Lehre von der Immunität gegen Infektionskrankheiten, Handb. d. path. Mikroorg., Bd. I, 1109—1149. Jena, 1929.
- Cameron H. S., Gregory P. W., Hughes E. H., Inherited resistance to brucellosis in inbred Berkshire swine, *Am. J. Vet. Res.*, 4, 387—389, 1943.
- Dulbecco R., Recent development in virus genetics, *Proc. 9th Intern. Congr. Genetics*, I, 128—191, 1954. Firenze.
- Elberg S. S., Factors affecting resistance to infection, *An. Rev. Microbiol.*, 10, 1—20, 1956.
- Ehrlich C., Über Bedeutung der Vererbung der Tuberkuloseanfälligkeit beim Rinde, *Züchtungskunde*, 10, 1—10, 1935.
- Gowen J. W., Inheritance of immunity in animals, *An. Rev. Microbiol.*, 2, 215—254, 1948.
- Gowen J. W., Genetics and disease resistance, *Genetics in the 20th Century*, 401—429, 1951.
- Grüneberg H., The genetics in the mouse, 412 pp., Cambridge Univ. Press., 1943.
- Grüneberg H., Animal genetics and medicine, 296 pp. London, 1947.
- Hill A. B., The inheritance of resistance to bacterial infection in animal species, Med Res Council, Spec. Rep. No. 196, London, 1934.
- Hutt F. B., Genetics of the fowl, 590 pp. New York, 1949.
- Hutt F. B., Cole R. K., Problems concerning leukosis and its control, *The 10-th World's Poultry Congress*, 1954.
- Hutt F. B., Cole R. K., The value of multiple shifts for testing cockerels, *Poultry Science*, 34, 271—283, 1955.
- Lambert W. V., Speelman S. R., Osborn E. B., Differences in incidence of encephalomyelitis in horses, *J. Heredity*, 30, 349—352, 1939.
- Legates J. E., Grinnels C. D., Genetic relationships in resistance to mastitis in dairy cattle, *J. Dairy Science*, 35, 829—833, 1952.
- Lush J. L., Inheritance of susceptibility to mastitis, *J. Dairy Science*, 33, 121—125, 1950.
- Murphy J. M., Comparison of the incidence of udder infection and mastitis in two cow families, *Cornell Vet.*, 34, 185—192, 1944.
- Murphy J. M., Pfau K. O., Leopard O. L., Bartlett J. W., The relationship of teat mucous membrane topography to age, breed and incidence of udder infection in cows, *Cornell Vet.*, 35, 41—46, 1945.
- Pillemer L., Blum L., Lepow I. H., Ross O. A., Todd E. W., Wardlaw A. C., The properdin system and immunity, I, *Science*, 120, 279—285, 1954.
- Pillemer L., Schoenberg M. D., Blum L., Wurzel L., Properdin system and immunity, II, *Science*, 122, 545—549, 1955.
- Schäper W., Konstitutionsforschung und Krankheitsbekämpfung in der Tierzucht, *Zeitschrift f. Tierzücht. u. Züchtungsbiol.*, 35, 1—88, 1936.
- Schrode R. R., Lush J. L., The genetics of cattle, *Advances in Genetics*, 1, 209—261, 1947.
- Wilson J. E., Recent developments in poultry diseases, *The 10th World's Poultry Congress*, 1954.
- White W. T., Ibsen H. L., Inherited Susceptibility to acute mastitis in cattle, *J. Heredity*, 25, 489—490, 1934.

ГЛАВА ВОСЬМАЯ

Плодовитость

Доц. д-р О. Венге

*Институт генетики домашних животных Королевской
высшей сельскохозяйственной школы Швеции, Уппсала*

В любой отрасли животноводства фактор плодовитости имеет весьма существенное значение. Несмотря на это, нередко высказывались мнения, что наиболее значительным экономическим фактором в молочном скотоводстве следует считать молочность, и это в известной степени верно; здесь, однако, забывают о том, что предпосылкой хорошей продуктивности является нормальное воспроизводство. Экономическая эффективность свиноводческого хозяйства определяется количеством поросят, выращенных до определенного убойного веса в расчете на одну свиноматку, то есть в конечном счете плодовитостью маток. Оказалось, что в отношении величины помета у свиней существует определенный оптимум. В очень больших пометах наблюдается не только повышенный отход поросят, но и более высокая смертность в период внутриутробного развития. Передки случаи, когда выращивание очень больших пометов дает меньший производственный эффект, чем выращивание таких пометов, которые по своей величине приближаются к средней для данной породы. То же в известной степени относится и к пушным зверям. Здесь проблема плодовитости более усложнена крайне ограниченным сезоном размножения, характерным для многих видов.

В данной главе мы рассмотрим влияние наследственных факторов на плодовитость важнейших видов домашних животных — крупного рогатого скота, лошадей, овец и свиней. Вопросы наследования плодовитости у птиц рассматриваются в главе XII в связи с проблемой продукции яиц и воспроизводства.

I. Мера плодовитости

Одной из первых проблем, возникающих при обсуждении вопросов биологии размножения и наследственности, является проблема определения понятия «плодовитость» и ее измерение. При этом мы должны провести различие между плодовитостью мужских и женских особей. За меру плодовитости женской особи у многоплодных животных можно принять величину помета. Однако такая мера не определяет ни того, сколько пометов дает одна самка, ни того, сколько покрытий потребовалось, чтобы наступила беременность. Впрочем, оба эти обстоятельства играют подчиненную роль, так как они регулируются человеком и поэтому теряют свое биологическое значение. Таким образом, мерой плодовитости свиноматки может служить число поросят в помете. В овцеводстве этот показатель определяется количеством ягнят, полученных на 100 овцематок. Поэтому здесь отчасти учитывают и количество многоплодных окотов и отчасти процент оплодотворяемости. Для того

чтобы посредством селекции повысить процент рождаемости близнецов, необходимо учитывать оба эти фактора.

Значительно труднее создать какую-либо адекватную меру плодовитости для крупного рогатого скота. С давних пор принято считать, что корова приносит в год только одного теленка, поэтому и старые меры плодовитости основывались на интервале между отелами в 12 месяцев. Для расчета пожизненного показателя воспроизводительной способности (ППВС) в соответствии с этим положением можно пользоваться следующей формулой:

$$\text{ППВС} = \frac{(n-1) \times 365 \times 100}{D},$$

где n — число телят, а D — число дней между первым и последним отелом. Вычисленный с помощью этой формулы коэффициент наследуемости ППВС составляет 0,32 (Вилькокс и др., 1957).

В связи с ростом продуктивности, достигнутым за последние годы, нужно стремиться к тому, чтобы интервал между отелами был приенособлен к уровню продуктивности. Если попытаться создать единую меру для плодовитости коров, предусматривающую более длительный интервал между отелами, то лучше пользоваться следующей формулой:

$$\text{ППВС} = \frac{(n-1) \times k \times 100}{A_m - (\text{возраст при 1-м отеле} - 9)},$$

где n — число телят,

k — интервал между отелами в месяцах, а

A_m — возраст в месяцах при последнем отеле.

Для определения плодовитости самцов было предложено много различных методов. Однако в практике животноводства в качестве меры плодовитости самцов все шире учитывается процент забеременевших спустя определенное время после покрытия самок. При искусственном осеменении этой мерой служит процент животных, не пришедших вторично в охоту через 60—90 дней после осеменения.

Все попытки найти объективную меру оплодотворяющей способности семени не дали до сих пор удовлетворительного результата. Лучшим показателем оплодотворяющей способности семени считаются его отдельные физические свойства, такие, как число живых сперматозоидов и т. д. (Бишопп и др., 1954). Надо, однако, отдавать себе полный отчет в том, что ни для женских, ни для мужских особей нет показателя, который мог бы служить объективным мерилом наследственно обусловленной плодовитости. Причин этому много. Во-первых, плодовитость, измеряемая числом потомков в помете, определяется тремя различными компонентами: 1) плодовитостью женской особи (число яйцеклеток); 2) оплодотворяемостью и 3) эмбриональной смертностью. Каждый из этих компонентов является результатом взаимодействия наследственности и окружающей среды. Во-вторых, имеется целый ряд обстоятельств, которые скорее косвенным образом влияют на плодовитость, например время покрытия (или осеменения) в период охоты, точность определения состояния охоты, обстоятельства чисто патологического характера, развитие особи до и после наступления половой зрелости и т. д.

Общее для большей части этих факторов то, что они в первую очередь обусловлены окружающей средой. Они могут контролироваться человеком и лишь в незначительной мере зависят от наследственности. С другой стороны, есть также немало факторов, влияющих на плодовитость, генетическая природа которых доказана, хотя многие из них проявляют и относительно невысокую наследуемость. Причиной такой низкой наследуемости может быть неправильное распределение частоты материала, на основе которого ставились опыты по изучению наследственности; нередко этот материал не охватывает бесплодных животных, так как их выбраковывают раньше.

Вопросы наследственности и плодовитости можно расчлениить на две отдельные проблемы. Первая касается признаков (чаще всего аномалий),

наследующихся по менделевским схемам, то есть обусловленных одной или, возможно, двумя парами генов. Однако здесь предполагается и действие модифицирующих генов. Проявление аномалий нередко бывает различным. Вторая проблема охватывает признаки с непрерывной изменчивостью, то есть количественные признаки, которые, как правило, управляются полигенной системой.

В нашем дальнейшем изложении мы не проводим резкой грани между плодовитостью и бесплодием. Однако мы вправе отметить, что плодовитость имеет различную степень проявления, а бесплодие носит альтернативный характер, несмотря на то, что оно может быть временным и перманентным. (Более подробно о проблеме бесплодия см. том I, глава II.)

II. Бесплодие, приписываемое простым менделирующим факторам

Бесплодие мужских особей

У всех видов домашних животных обнаружены летальные факторы. Косвенным образом они снижают плодовитость, так как при спаривании двух гетерозигот величина помета уменьшается на 25%, и первопричиной тому является простая пара генов. Летальные факторы могут проявляться с момента образования зиготы, в период развития плода и в постэмбриональный период вплоть до наступления половой зрелости. После наступления половой зрелости возможно влияние летальных факторов на гаплоидную фазу (гаметные летальные факторы).

В тех случаях, когда определенный ген обуславливает бесплодие одного индивидуума, он оказывает такое же действие на популяцию, как и летальный фактор, почему и бывает трудно решить, идет ли в каждом данном случае речь о факторе бесплодия или нет. У быков голштино-фризской породы фактор бесплодия связан с дефектом акросомы (рис. 75) (Хэнкок, 1953). Такой аномальный сперматозоид проявляет нормальные физиологические реакции. На основе изучения происхождения бесплодных быков было высказано предположение, что данная аномалия вызвана рецессивным геном. В гомозиготном состоянии этот ген действует на диплоидную ткань, играющую важную роль в процессе сперматогенеза, и обуславливает дефекты сперматозоидов. В некоторых случаях незначительный процент дефектных сперматозоидов можно обнаружить и в семени плодотворных быков (Дональд, Хэнкок, 1953).

Аномалия сперматозоида, описанная как эксцентрическое прикрепление жгутика (рис. 76), имеет, по-видимому, генетическую природу. В пробах



Рис. 75. Сперматозоид с дефектной акросомой (по Хэнкоку, 1953).



Рис. 76. Дефектный сперматозоид с эксцентрично расположенным жгутиком и рудиментом второго жгутика (по Бишопу и др., 1954).

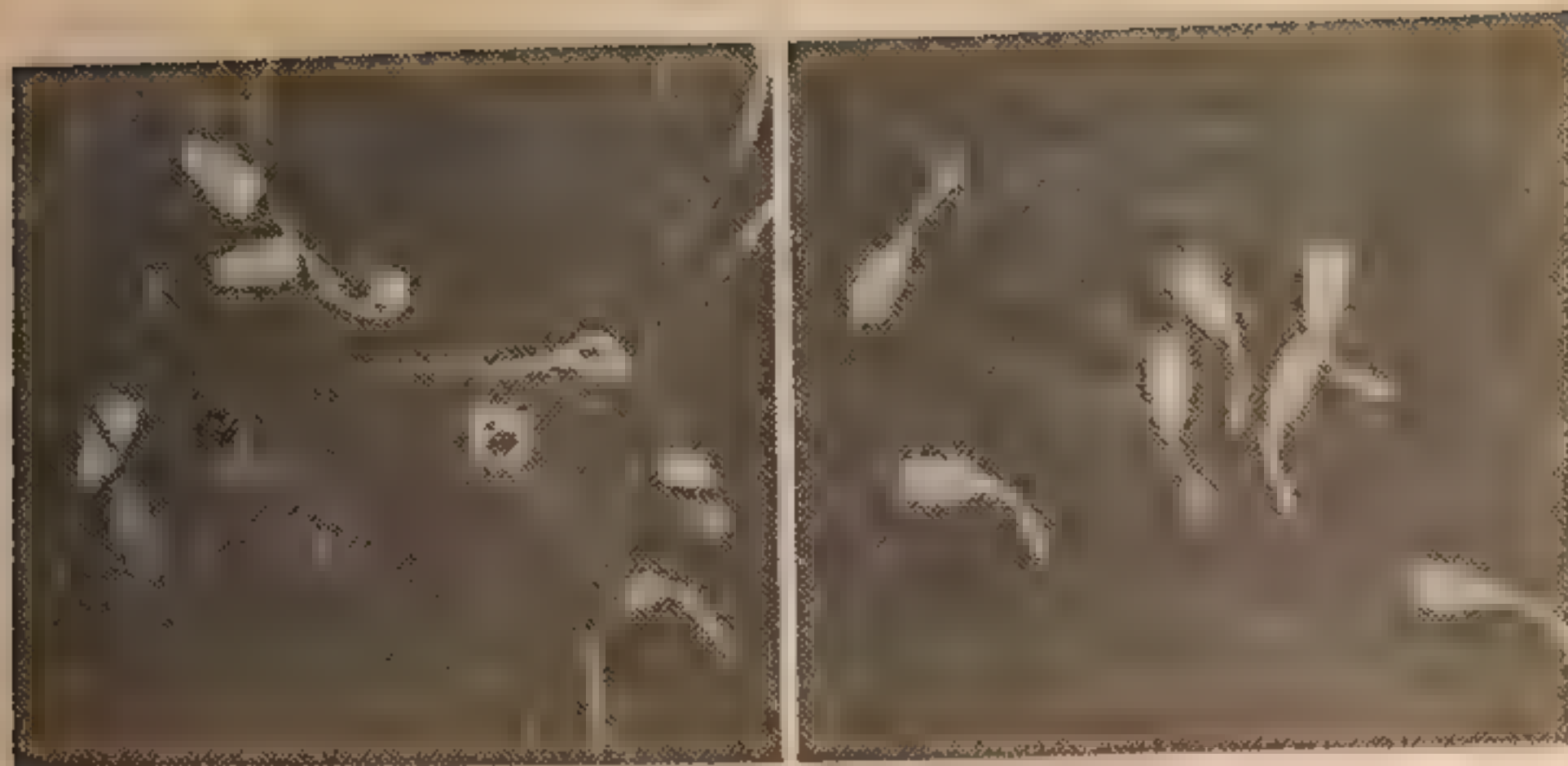


Рис. 77. Дефектные сперматозоиды с изогнутым жгутиком (по Бишопу и др., 1954).

плодии близкородственных между собой быков (5 случаев). У некоторых из них плодовитость восстанавливалась в течение короткого времени, однако бесплодие было выражено четко. Оплодотворяемость у этих пяти быков составляла 1—10%. Предполагают, что такая форма бесплодия обусловлена простым аутосомным рецессивным геном в гомозиготном состоянии (Грегори и др., 1951). Этот ген не влияет на способность женских особей к образованию яйцеклеток. Семя всех пяти быков отличалось очень низкой концентрацией сперматозоидов. К сожалению, мы не имеем снимков этих ненормальных сперматозоидов, так что трудно установить, идет ли здесь речь о той же аномалии, которую нашел Хэнкок (1953), или нет.

Изгиб жгутика (рис. 77) — это другой вид морфологического уродства сперматозоида, который, по Блейку (1945), считается генетически обусловленным. Однако тип наследования его неизвестен. Это уродство может быть вызвано, например, температурным шоком. Поводом к предположению о генетической природе этого уродства послужило то обстоятельство, что в одном семействе было 29% бесплодных быков, в то время как в двух других их было 18 и 13%. Исследование, проведенное Бане (1954), показывает, что семя однопяйцевых близнецов-бычков различается по целому ряду свойств, однако простое менделевское наследование не было установлено.

Известны различные аномалии половых органов генетического происхождения. Гипоплазия семенников (рис. 78) — недоразвитие одного или обоих семенников — встречается у многих пород крупного рогатого скота, однако с различной частотой. Эта аномалия была, по-видимому, самой распространенной среди шведского комолого скота (Эрикссон, 1943), где в 1937 г. она наблюдалась у 26% быков. Строгим отбором удалось значительно снизить частоту этого дефекта; сейчас она составляет около 6—8%. Предполагают, что гипоплазия семенников связана с рецессивным геном. Однако полной (100%-ной) проявляемости не наблюдается: гипоплазия семенников обнаруживается лишь у 43% гомозиготных по рецессивному гену быков. Это недоразвитие, по-видимому, затрагивает не

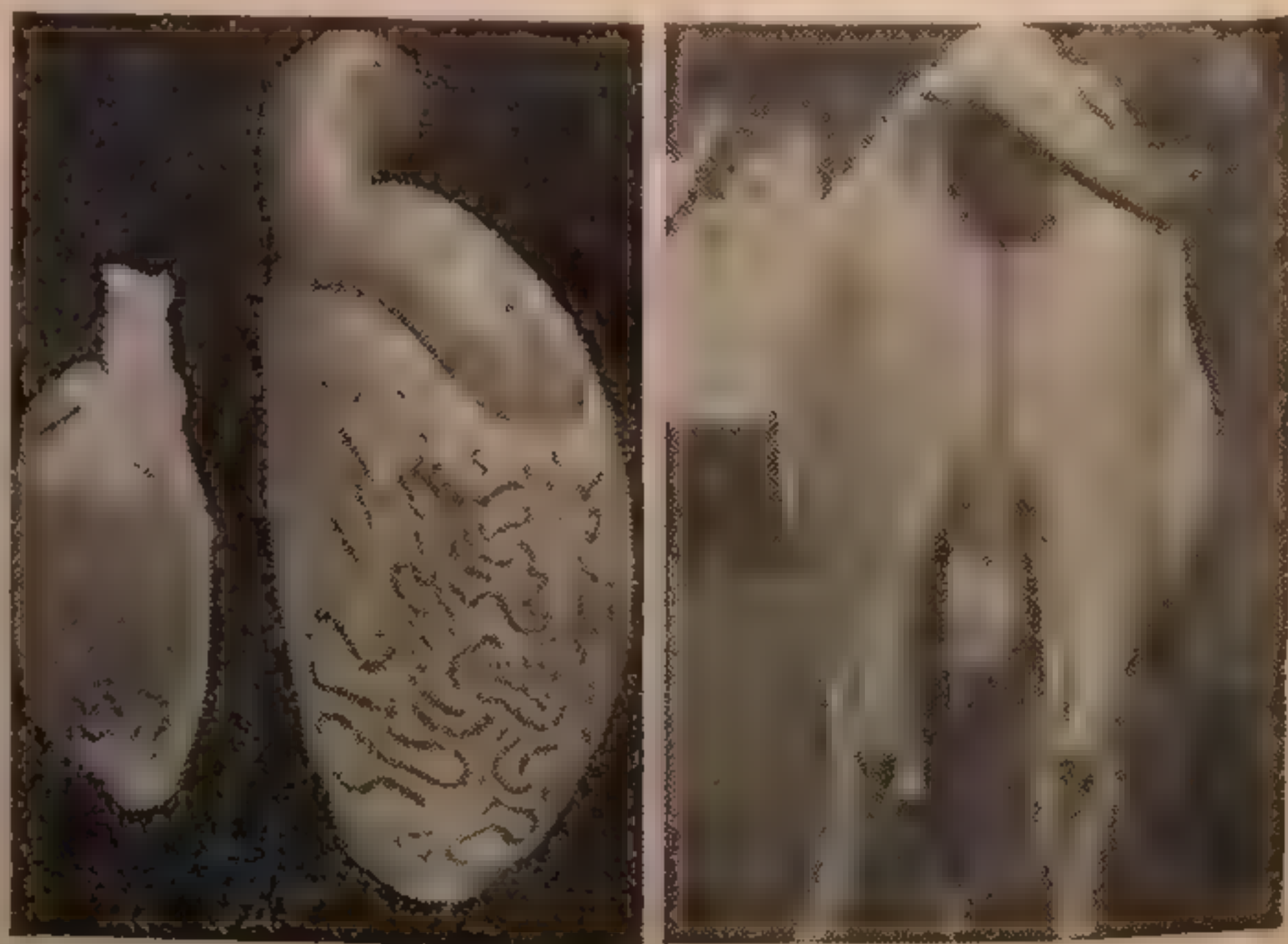


Рис. 78. Гипоплазия семенников у быка: А — недоразвитый (слева) и нормальный семенник; Б — левосторонняя гипоплазия семенника.

нормального семени на ходят иногда и сперматозоиды с этим дефектом (Блом, 1956); в семени двух абсолютно бесплодных быков было найдено 70—100% дефектных сперматозоидов (см. Готинки и др., 1955). Быки состояли в близком родстве друг с другом. Имеется сообщение американских ученых о генетически обусловленном бес-

только сперматогенную функцию, но влияет и на придаток семенника. Следует упомянуть, что степень недоразвития семенников может быть различна — от очень слабой до полной гипоплазии и что последняя в 82% случаев бывает левосторонней и лишь в 3,4% правосторонней. Остальные 14,6% приходится на двухстороннюю гипоплазию.

Неспособность к покрытию (*impotentia coeundi*) известна у многих пород; однако тип ее наследования еще не известен. Голландские ученые предполагают, что она наследуется как простой рецессивный аутосомный признак (см. Готтлик и др., 1955). Эта аномалия может быть вызвана влиянием окружающей среды (например, болезнями) или наследственными дефектами (например, наросты между копытами), так что нередко трудно решить, какая из причин является первичной. Для шведских пород крупного рогатого скота Лагерлёф (1953) нашел статистически достоверные различия в степени пораженности быков той или иной формой импотенции (шведский красно-пестрый скот — 3,53%, шведский черно-пестрый равнинный скот — 2,37%, шведский комолый скот — 4,87%. $P < 0,001$).

Неспособность к покрытию наиболее часто встречается у комолого скота, в то время как красно-пестрый скот чаще, чем другие породы, страдает неспособностью к оплодотворению (*impotentia generandi*).

Предполагается, что неспособность к покрытию обусловлена у быков рецессивным геном с неполной проявляемостью, действие которого сказывается на продукции гормона, стимулирующего интерстициальные клетки (Эрикссон, 1950). Предположение о гормональной природе этого нарушения, по-видимому, справедливо, однако тип его наследования нельзя считать выясненным.

Крипторхизм, встречающийся у всех видов домашних животных, может быть односторонним и двухсторонним. О типе наследования этого дефекта у быков ничего не известно. Была высказана гипотеза, что у жеребцов он обусловлен доминантным геном (Флексиг, 1952), в то время как исследования с овцами указывают на рецессивный тип наследования. Ранее утверждали, что у овец крипторхизм связан с плеiotропным эффектом гена комолости. В настоящее время считают, что он вызывается рецессивным геном в двойной дозе. Вполне возможно, что между этими двумя парами генов — комолости (*KK*) и крипторхизма (*ll*) — существует сцепление; для одной породы был найден перекрест (кроссинговер), равный 5% (Глембоцкий и Моисеев, 1936; Глембоцкий, 1941). Относительно часто встречается крипторхизм и у свиней. Здесь речь идет, очевидно, о простом рецессивном гене, проявление которого ограничено полом (как и в остальных случаях). В опыте со спариванием полных братьев и сестер, которое проводилось в течение шести поколений, 40 самцов из 250 были крипторхами (Мак-Фин и Бакли, 1934).

Бесплодие женских особей

В то время как проявление многих из описанных наследственных аномалий половых органов явно ограничено полом, встречаются такие случаи, когда один и тот же ген оказывает одинаковое воздействие на оба пола. В качестве примера можно назвать гипоплазию яичников, то есть недоразвитие одного или обоих яичников (рис. 79). Как уже упоминалось выше, эта аномалия обнаружена у шведского комолого скота. Недоразвитым оказывается прежде всего зародышевый эпителий. Очевидно, первичный эффект гена сказывается и на гипофизе. Как и при гипоплазии семенников, чаще всего бывает поражен левый яичник. За последние годы процент животных, пораженных гипоплазией, значительно снизился; у самок он все еще составляет 8—10% (Лагерлёф и Сеттергрэн, 1953). Особая трудность в борьбе с гипоплазией состоит в неполной проявляемости гена гипоплазии (у самки 57%). Кроме того, односторонняя гипоплазия обычно не приводит

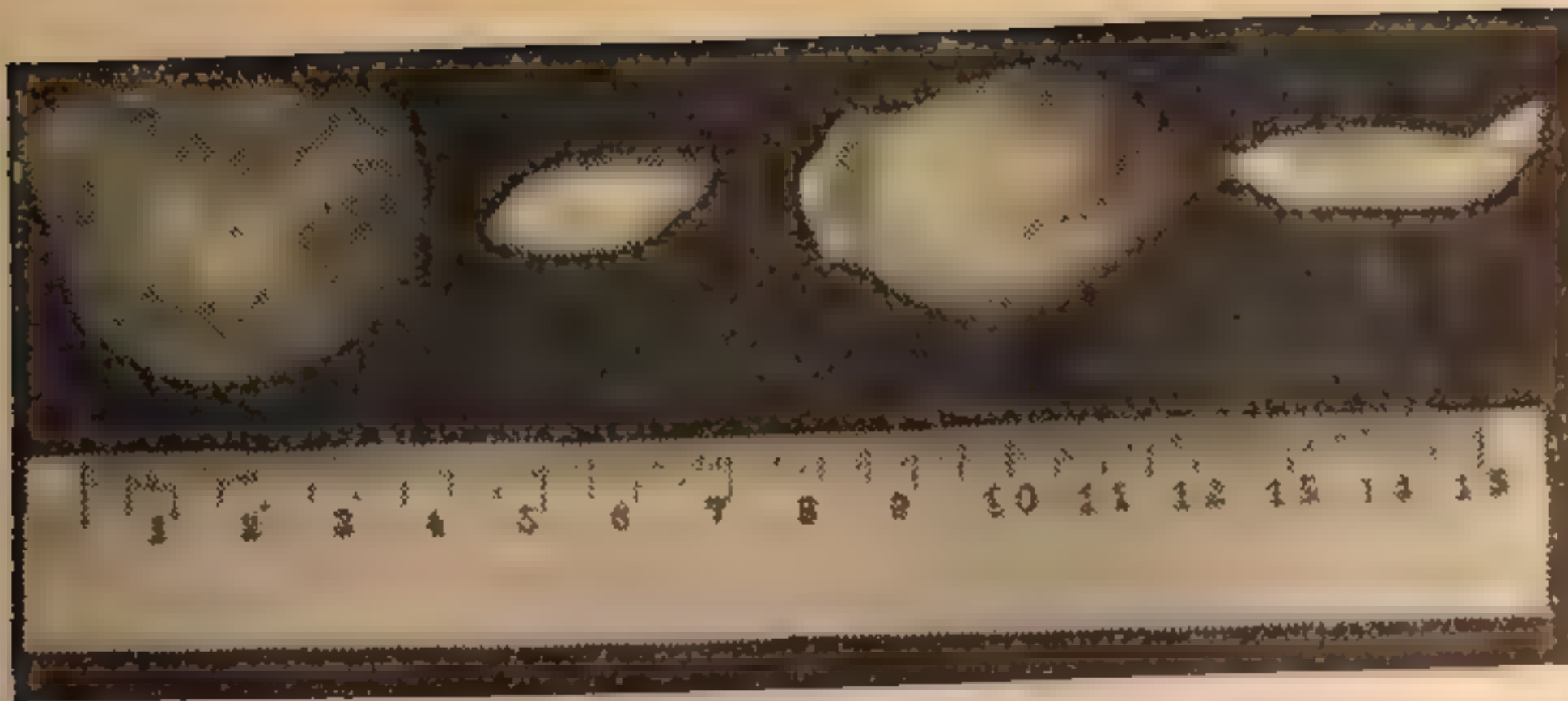


Рис. 79. Гипоплазия яичников у коровы. Гипопластический яичник полностью рудиментирован.

гер, 1946). Такие самки кажутся внешне вполне нормальными, а дефект обнаруживается лишь при наступлении половой зрелости. Наряду с отсутствием яичников (могут встречаться и рудиментарные яичники) недоразвиты обычно матка, шейка матки, а также влагалище. Это уродство наблюдалось только у трех дочерей от одной и той же матери, но от различных отцов. Предполагают, что оно обусловлено аутосомным доминантным геном.

Неполное развитие рогов матки, которое наблюдалось в группе инбредных дочерей одного быка голштино-фризской породы, дало основание причислить и этот дефект к наследственным аномалиям (см. Джилмор, 1949). Здесь, очевидно, речь идет о простом рецессивном гене, проявление которого ограничено полом.

Подробное описание наследственной аномалии, сказывающейся на развитии матки, сделал Шприггс (1946) в сообщении о так называемой болезни белых телок, а Рендель (1952) высказался по вопросу о ее возможной генетической природе. Чаще всего при этой болезни наблюдается закрытая девственная плева, расширение одного из рогов матки (в то время как маточная связка остается в рудиментарном состоянии), отсутствие шейки матки и выступающие вольфовы протоки. Степень недоразвития этих органов бывает различной. Название болезни происходит от того, что чаще всего она встречается у белых телок шортгорнской породы и, как полагают, сцеплена с геном белой окраски. Однако здесь, по-видимому, замешаны и модифицирующие гены. Едва ли здесь может идти речь о плеiotропном действии гена белой окраски, так как в этом случае болезнь не встречалась бы у красных животных. Далее появилась теория о том, что два гена — один ген окраски и другой ген «болезни белых телок» — очень близко сцеплены друг с другом. Наконец, следует упомянуть, что среди животных белой окраски встречается следующее соотношение: 1 больное животное на 2,5 нормальных; среди чалых — 1 больное на 25 нормальных и среди красных — 1 больное на 100 нормальных.

Грегори и др. (1951) показали на опыте с инбредными джерсейскими коровами частоту рецессивного аутосомного гена бесплодия коров. У одного быка было 44 дочери, проверенных по плодовитости. Их спаривали с быками, которые были предположительно гетерозиготными по гену бесплодия. В полученном от них потомстве 6 телок (13,6%) оказались бесплодными, что близко совпадало с теоретически ожидаемым результатом (12,5%). 5 телок были забиты и исследованы. Исследование показало, что причиной бесплодия была не слабая жизнеспособность оплодотворенного яйца, а «неспособность» создать необходимую для развития плода маточную среду. У голштино-фризской породы найден рецессивный ген бесплодия самок, который вызывает отклонения от нормального течкового цикла и, как правило, отсутствие охоты. При монофакторном наследовании речь может идти о двух различных генах, специфических для обоих пород.

Нимфомания. Многочисленные исследования нимфомании у крупного рогатого скота (рис. 80) не привели к единому мнению о типе ее наследования. Одной из причин этого могут быть различия в форме проявления

к бесплодию, как это бывает при двухсторонней. При двухсторонней гипоплазии отчетливо выражена недоразвитость полового аппарата. Такие животные подобны кастратам.

В американских сообщениях упоминалось об отдельных случаях, когда у животных вообще не было яичников (Фин-

нимфомании, что нередко приводит к смешиванию разных болезненных комплексов. С точки зрения эндокринологии от нимфомании надо уметь отличать адrenaльный вирилизм (Гарм, 1949). Коровы-нимфоманки обычно неспокойны и очень часто ревет, причем нередко точно так же, как и нормальная корова в период охоты. Кроме того, у нее бывает выражено ненормально сильное половое влечение. Она часто теряет в весе. Клиническая картина может быть и иной, что, по-



Рис. 80. Нормальная телка красно-пестрой шведской породы (вверху); внизу — телка в возрасте 3½ лет, страдающая нимфоманией. Обратите внимание на характерные для нимфомании признаки маскулинизации (сильно развитый подгрудок и короткая толстая шея). Высоко расположенный корень хвоста также очень характерен для больных нимфоманией коров.

видимому, зависит от давности заболевания и от возраста животного. Гарм (1949), исходя из предположения о наследственной природе нимфомании, сумел найти возрастные различия в заболеваемости нимфоманией между

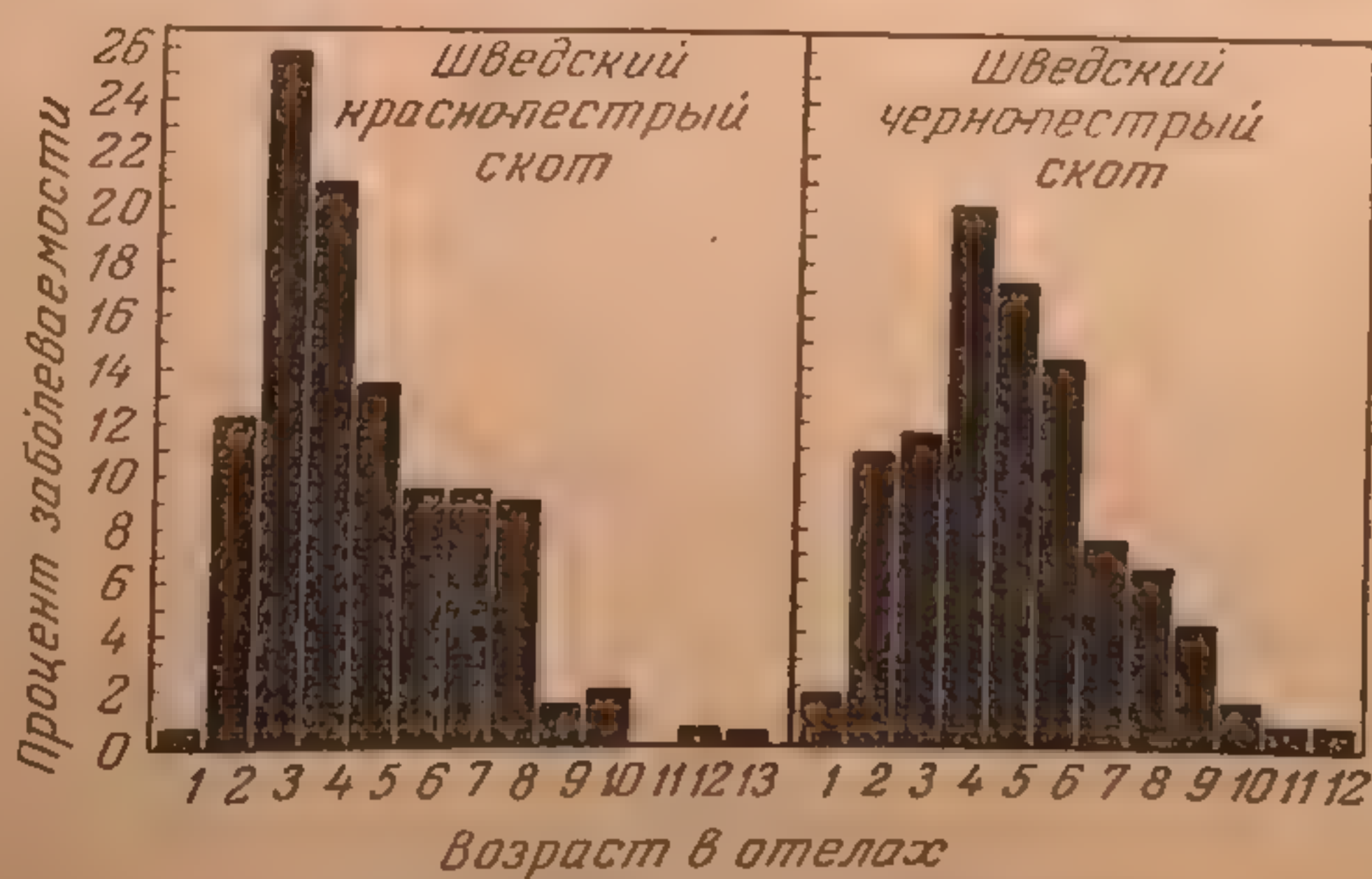


Рис. 81. Процент заболеваемости нимфоманией у коров разного возраста (в отелах) (по Гарму, 1949).

двумя шведскими породами крупного рогатого скота. Он выяснил, что нимфомания наступает в среднем после 3,5 лактации у шведского красно-пестрого и после 4,1 лактации у шведского черно-пестрого скота. Чаще всего она отмечалась у обеих пород на 2—3-м месяце после отела (рис. 81). Интересно, что заболеваемость различными формами нимфомании (по клинической картине) была у обеих пород неодинаковой (табл. 1).

Таблица 1

Заболелость крупного рогатого скота четырьмя различными формами
нимфомании, %
(По Гарму, 1949)

| Порода | Регулярная охота | Перманентная или усиленная охота | Слабая охота с продолжительными промежутками | Прекращение охоты |
|---|------------------|----------------------------------|--|-------------------|
| Шведский красно-пестрый скот | 18 | 12 | 22 | 48 |
| Шведский черно-пестрый (равнинный) скот | 33 | 16 | 19 | 32 |

Нимфомания, по общепринятому мнению, обусловлена нарушением равновесия между продукцией гормонов гинофиза и яичников, что вызывает образование больших атретических фолликулов (цист), которые не созревают (не лопаются). Желтых тел в яичниках нет, и последние продолжают вырабатывать эстроген, поддерживая тем самым состояние охоты. В отношении типа наследования нет никакой ясности. Зонненброт и Раннигер (1949) представили данные по одному стаду из Вальдфртеля (Нижний Дунай), которые указывают на рецессивный тип наследования (рецессивный ген в двойной дозе, проявление которого ограничено полом). У одного быка из 33 дочерей 11 были нимфоманками, у другого из 28 нимфоманками были 14. Исследовано было потомство от 26 быков. Среди потомства от 9 быков были обнаружены «цистозные» коровы, в то время как 17 быков дали исключительно «здоровых» дочерей. Этих 17 быков считают гомозиготными по нормальному аллеломорфу. В одном стаде, состоящем из 50—60 коров, в течение 20 лет ежегодно выбраковывали около 10% коров-нимфоманок. Чаще всего они заболевали нимфоманией в возрасте 5—7 лет, что совпадает с наблюдениями Гарма. Несмотря на то, что здесь не проводилась классификация болезни по клиническим симптомам, описание ее соответствует тому, которое дано в таблице 1, с тем только отличием, что оно касается течения болезни отдельных особей, а не четырех различных форм. При исследовании цистозных яичников у коров Хенриксон (1957) пришел к заключению, что болезнь предопределяется аутосомным рецессивным геном в двойной дозе, но с различной проявляемостью. Расчет частоты генов на основе пар мать — дочь оказался равным 0,7 для рецессивного гена. Возможно, у быков эта цифра еще выше. Интересны данные о проявляемости в различном возрасте (табл. 2).

Таблица 2

Проявляемость «цистозных яичников» у гомозиготно-рецессивных коров различного возраста
(По Хенриксону, 1957)

| Материал | Возраст | | |
|---------------|---------------|--------------|--------------|
| | 2 года 6 мес. | 5 лет 6 мес. | 8 лет 6 мес. |
| Проявляемость | | | |
| E | 0,02 | 0,26 | 0,57 |
| N | 0,03 | 0,16 | 0,44 |

Атрезия фолликулов может и не сопровождаться нимфоманией. В одном из исследований, проведенных на шести различных линиях голштино-фризской породы, Уилтбек и др. (1955) обнаружили, что в появлении больших атретических фолликулов у коров этих линий имеются различия.

Одна из этих линий была составлена из группы коров, происходящих от одного определенного быка или от одного из его сыновей. Влияние атрезии от 72-го дня после отела до следующей стельности. Результаты даны в таблице 3.

Таблица 3

Влияние атрезии фолликулов на сроки наступления очередной стельности
(По Уилтбенку и др., 1953)

| | Линия | | | | | |
|---|-------|----|-----|-----|----|-----|
| | О | Л | Н | В | М | Н |
| Число дней от 75-го дня после отела до очередной стельности | | | | | | |
| Атрезия, сопровождающаяся нимфоманией | 119 | — | 233 | 184 | 6 | 163 |
| Атрезия без нимфомании | 169 | — | 42 | 33 | 52 | 123 |
| Атрезия | 164 | — | 105 | 71 | 28 | 133 |
| Отсутствие атрезии | 64 | 48 | 57 | 51 | 54 | 95 |

Здесь, как видим, большие и статистически достоверные различия, например, между отдельными линиями, заключаются в том, что у коров одной линии (например, линия М) атрезия фолликулов проходит быстрее, чем у другой (линия О). Надо отметить, что статистически достоверных различий между длительностью атрезии, сопровождающейся нимфоманией (125 дней) и без нее (117 дней), не найдено. Идет ли в этом случае речь только о качественном признаке, или это обстоятельство нужно рассматривать с количественной точки зрения, на основе полученных результатов решить нельзя. Очевидно, мы имеем дело с количественным признаком. Кох и Бергер (1954) говорят о наследственной природе цистозной дегенерации яичников у крупного рогатого скота. Они сообщают о случае, когда из 47 дочерей одного быка у 28 были цистозные яичники (после первого или второго отела). В этом случае можно полагать, что появление цист связано с доминантным геном.

О случаях затянувшейся стельности у коров поступали различные сообщения. Здесь имеется в виду ненормально удлиненный срок стельности, который выходит за пределы нормальной изменчивости (см. далее). Шибата и Ишихара (1949) сообщают о 24 случаях, где продолжительность стельности составляла более 310 дней. Если стельность длилась 340 и более дней, телята во всех случаях рождались мертвыми. Предполагают, что затянувшаяся стельность обусловлена простым рецессивным летальным фактором. Холлгрэн (1951) сообщает о 9 случаях нормально затянувшейся стельности у коров, длительность которой колебалась от 332 до 473 дней; одна корова на 510-й день стельности была забита. Все эти случаи (кроме одного) связаны с одним быком-производителем.

III. Интерсексуальность

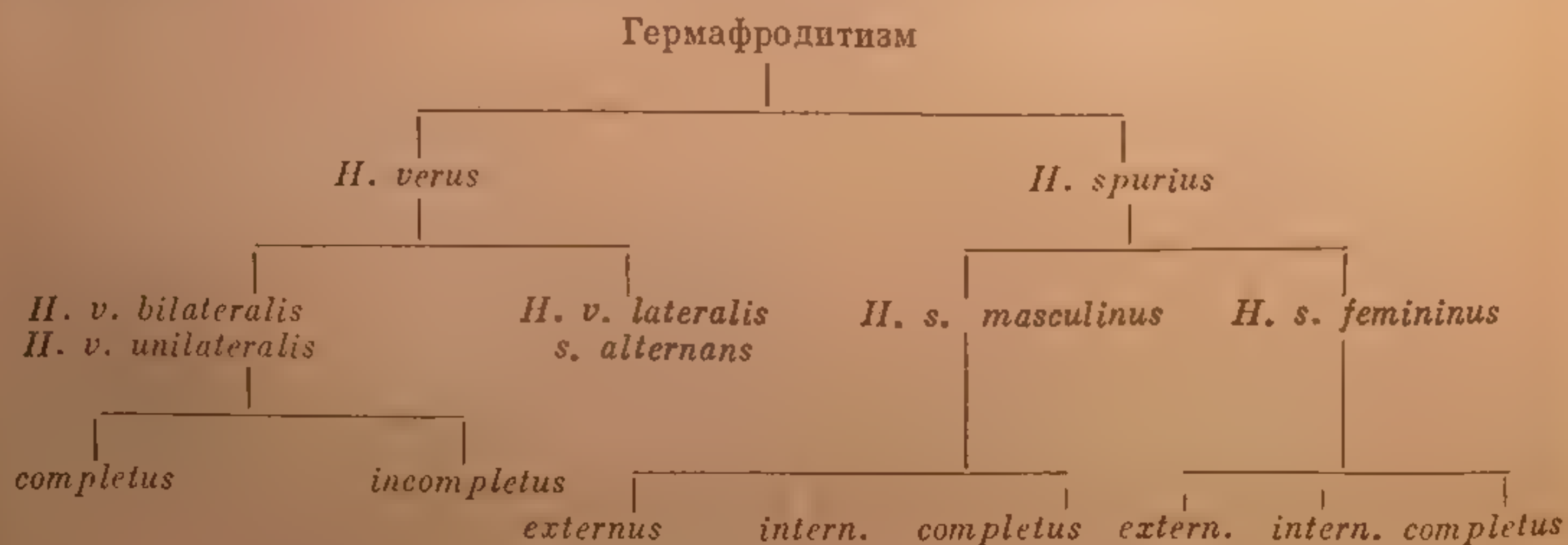
Хотя механизм определения пола у млекопитающих выяснен не полностью, есть основания предполагать, что пол определяется некоторыми генами. Подробное обсуждение различных гипотез, выдвинутых по этому вопросу, завело бы нас слишком далеко. Мы приведем только одну из них. Она предполагает, что гены, определяющие один пол, заключены в X-хромосоме, в то время как гены, определяющие другой пол, лежат в аутосомах.



Рис. 82. Половые железы интерсексов (схема, см. текст) (по Альбертсену, 1951).

самца. Если же у особи имеется только одна *X*-хромосома, развивается нормальный самец. Однако гены, определяющие пол, обладают, по-видимому, различной силой, и если нормальное соотношение равновесия между обоими типами генов нарушается, то это приводит к развитию интерсекса. (Анатомию интерсексов см. том I, глава II.)

Анатомически (зоологически) гермафродиты представляют собой индивидуумов, которые имеют и женские и мужские половые железы. В случае же псевдогермафродитизма имеет место ненормальное развитие мюллеровых и вольфовых протоков и наружных половых органов. Особого повода к такому разграничению, пожалуй, нет, так как здесь, по-видимому, идет речь лишь о различной степени (стадиях) одного и того же ненормального развития в период дифференциации пола. У исследованных видов животных были обнаружены самые различные формы гермафродитизма. В качестве примера на рисунке 82 показаны 4 степени развития одностороннего гермафродитизма у свиньи, то есть такая форма, при которой половая железа преобразована в яичнико-семенник, в то время как другая железа имеет нормальный вид. Всех гермафродитов при желании можно разделить на две основные группы, как это показано на схеме. Однако нужно отдавать себе отчет в том, что такое распределение невозможно мотивировать биологически.



К двум основным группам гермафродитизма относятся *Hermaphroditismus verus*, или истинный гермафродитизм, и *Hermaphroditismus spurius*, ложный, или псевдогермафродитизм. Эти основные группы, в свою очередь, можно разделить на подгруппы. Подробное описание интерсексов и обсуждение этой проблемы см. у Кредита (1930).

У свиньи встречаются все формы гермафродитизма. Интересно здесь то, что гермафродитизм, который, как полагают, должен быть обусловлен одним или несколькими рецессивными генами, может проявляться в столь разных

формах. О встречаемости этих форм имеется лишь очень немного данных. Альбертсен (1951), исследовав 232 гермафродита свиней, нашел следующие цифры:

| | Голов | % |
|---------------------------|-------|------|
| <i>H. s. masculinum</i> | | |
| <i>H. v. unilateralis</i> | 43 | 18,5 |
| <i>H. v. lateralis</i> | 85 | 36,6 |
| <i>H. v. bilateralis</i> | 39 | 16,8 |
| | 65 | 28,0 |

Сводка об общей распространенности гермафродитизма у датских свиней, составленная по материалам свинобоян, указывает на сильное возрастание гермафродитизма в одном определенном округе. За период с 1933 по 1950 г. частота гермафродитизма повысилась с 0,042 до 0,60%.

В настоящее время нет сомнения в том, что гермафродитизм у свиней (истинный или ложный) наследственно обусловлен. Мор (1953) нашел среди 226 потомков одного хряка 11 псевдогермафродитов и двух истинных гермафродитов. С тех пор как хряка перестали использовать на племя, гермафродиты в стаде больше не появлялись. Идет ли здесь речь о явлении доминирования или эпистаза, не указано. Неизвестно также точно, являются ли гермафродиты цитологически самками или самцами. Очень часто гермафродитизм встречается у коз. Исследование Маккино (1952) о соотношении хромосом указывает на то, что гермафродиты первоначально являются самками, в то время как соотношение полов свидетельствует об обратном. (Соотношение полов козы см. в табл. 4.)

Таблица 4

Распространенность гермафродитизма у козы

| Порода | Число исследованных животных | Самцы | Самки | Гермафродиты | Автор |
|----------------------------------|------------------------------|-------|-------|--------------|-----------------------|
| Не указывается . . . | 4629 | 50,1 | 46,6 | 4,3 | Кондо (1952) |
| » » . . . | 350 | 55,1 | 30,0 | 14,9 | Пажс (1943) |
| Зааненская комолая | 699 | 49,3 | 39,6 | 11,1 | Итон и Симмонс (1939) |
| Тоггенбургская комолая | 699 | 46,4 | 47,6 | 6,0 | |
| Зааненская комолая | 391 | 56,3 | 35,3 | 8,4 | Бючи (1957) |
| Тоггенбургская комолая | 1054 | 58,4 | 38,6 | 6,5 | |
| Швейцарская рогатая | 779 | 51,4 | 48,5 | 0,1 | |

У ангорских коз, среди которых обычно не встречаются гермафродиты, соотношение полов составляет 50,1%. Тем не менее здесь находят 5,5% самцов, пораженных крипторхизмом, который является также наследственно обусловленным.

У лошадей и крупного рогатого скота гермафродитизм встречается редко.

Асделл (1944) и Итон (1945) исследовали генетическую природу гермафродитизма у коз и пришли к выводу, что он наследуется как простой рецессивный фактор, сцепленный с геном комолости, так как гермафродиты у рогатых пород встречаются крайне редко. То, что здесь не имеет места плейотропное действие, вытекает из факта появления рогатых гермафродитов. Среди крупного рогатого скота встречается особая форма гермафродитизма, так называемый фримартинизм. Эта форма наследственно обусловлена лишь в такой мере, как и рождение двоен (двуяйцевых близнецов).

Как следует из сказанного выше о факторах, влияющих на плодовитость и наследуемых по относительно простой схеме, во многих случаях еще не ясно, настолько ли точно изучен ход наследования, как это утверждают.

Только в немногих случаях можно говорить о непосредственной экспериментальной аргументации. Большинство же данных базируется на анализе происхождения относительно небольшого числа особей. Далее, надо отдавать себе ясный отчет о том, что сведения из племенных книг, книг семейств и журналов поголовья, к сожалению, довольно часто бывают недостаточны. Надо указать также на возможные трудности в получении исчерпывающих сведений о появлении того или иного наследственного дефекта, потому что если животновод и предполагает наличие в его стаде такого дефекта, то он в большинстве случаев умалчивает об этом и выбраковывает всех подозреваемых животных. Для генетики домашних животных было бы чрезвычайно интересно получить наиболее полные сведения о всех предполагаемых случаях. Без сомнения, все описанные до сих пор генетически обусловленные аномалии составляют меньшую долю тех, что встречаются в действительности.

IV. Плодовитость, определяемая полигенами

В противоположность тем признакам, которые описаны в предыдущем разделе, существует еще целый ряд факторов плодовитости, которые следует рассматривать как количественные признаки и которые обусловлены большим числом генов. Наследуемость большинства из них относительно невысока. Но, как об этом было сказано в начале главы, это обстоятельство в известной степени объясняется отсутствием адекватной меры. Надо также сказать, что многие факторы плодовитости, несмотря на различную степень выраженности этого признака, проявляются альтернативно или подвержены влиянию генов, действующих по типу качественных признаков. Рассмотрим, к примеру, чем определяется плодовитость многоплодных животных. Плодовитость какого-либо стада свиней, которую выражают в количестве пометов и величине их или только в величине пометов, будет зависеть от числа овулирующих свиноматок. Свинья может овулировать или не овулировать. Если овуляция все же происходит, то здесь выступает еще чисто количественная сторона — какое число яйцеклеток овулирует. Далее, встает вопрос, будет оплодотворено яйцо или нет.

В большинстве случаев результат оплодотворения зависит от оплодотворяющей способности семени; однако и анатомические дефекты, время покрытия в период охоты и т. д. являются сопутствующими факторами. Если же произошло оплодотворение, то возникает вопрос количественного порядка, сколько оплодотворенных яиц будет развиваться дальше.

На следующей стадии речь идет уже об имплантации. Здесь вновь возникает вопрос «или — или» в связи с тем, сколько blastocист будет имплантировано. Дальнейшее развитие плода зависит в большой мере от общего физиологического состояния матери, которое может быть обусловленным и не генетически. В этом духе можно рассуждать и дальше, что в конце концов приведет нас к заключению, что причиной часто встречающейся низкой наследуемости тех признаков, которые определяют плодовитость животных, являются: 1) влияние отца, матери и приплода; 2) взаимодействие между различными полигенными системами, а также между олигогенами и полигенами и 3) значительное влияние окружающей среды. Во многих случаях эффект генетических систем измеряется косвенно, потому что измерить его непосредственно невозможно. Если, например, для стимуляции овуляции предполагается применить выделяемые гипофизом фолликулостимулирующий и лютеинизирующий гормоны, то не следует забывать о том, что это не единственные гормоны, влияющие на овуляционный цикл. В действительности нужно попытаться создать нормальное взаимоотношение между общим количеством продуцируемых гормонов и их равновесием, чтобы обеспечить потенциальную плодовитость. Опыт с крысами (Кайл и Чепмен, 1953) показал, что селекция животных на сильную (или слабую) реакцию на инъекцию гонадотропина вполне возможна. В качестве показателя

селекции здесь был вес яичника. Наследуемость веса яичника, определявшаяся в исходном материале, составила 0,35.

Под этим углом зрения мы излагаем в дальнейшем все, что нам известно сейчас о влиянии наследственности на плодовитость животных, на отдельные стороны этой проблемы или на весь комплекс проблем.

Плодовитость мужских особей

Количественная сторона продукции семени изучалась в очень немногих непосредственных генетических исследованиях. Чтобы изучить, в какой мере условия выращивания и наследственность обуславливают различную половую активность самцов, Б а н е (1954) провел опыт с бычками, однояйцевыми близнецами. На опыт были поставлены бычки в возрасте одного месяца, содержащиеся на трех различных уровнях кормления — среднем (100%), низком (75%) и высоком (125%). По достижении 18-месячного возраста всех бычков перевели на нормальное кормление. Результат опыта (табл. 5) показал наследственную обусловленность изучавшихся признаков и более заметное влияние наследственности (различия между парами) по

Таблица 5

Различия в свойствах семени у однояйцевых близнецов-бычков в возрасте 18—35 месяцев
(По Б а н е, 1954)

| Пара близнецов | № | Уровень кормления до 18-месячного возраста | Средний объем эякулята, мл | Средняя концентрация семени, млн. в мм ³ | Общее число сперматозоидов в эякуляте, млн. | Процент нормальных эякулятов |
|----------------|----|--|----------------------------|---|---|------------------------------|
| I | 23 | Средний | 4,30 | 1,01 | 4450 | 89,9 |
| | 24 | Высокий | 4,06 | 1,16 | 4690 | 91,9 |
| II | 25 | Низкий | 2,47 | 0,92 | 2340 | 79,4 |
| | 26 | Средний | 2,71 | 0,97 | 2660 | 68,5 |
| III | 27 | Низкий | 2,93 | 1,20 | 3360 | 91,2 |
| | 28 | Высокий | 3,62 | 1,36 | 4900 | 91,0 |
| IV | 29 | Средний | 2,04 | 0,75 | 1570 | 48,8 |
| | 30 | Высокий | 2,31 | 0,76 | 1740 | 42,9 |
| V | 36 | Низкий | 2,93 | 0,96 | 2920 | 34,8 |
| | 37 | Средний | 3,32 | 0,84 | 2870 | 36,7 |
| VI | 40 | Низкий | 4,02 | 0,98 | 3990 | 66,4 |
| | 41 | Высокий | 3,35 | 0,80 | 2740 | 73,3 |

сравнению с влиянием окружающей среды (различия внутри пар близнецов). В опыте изучались также некоторые морфологические особенности сперматозоидов (ненормальная головка, проксимальное или дистальное расположение цитоплазмы, ненормальная средняя часть и изогнутый жгутик) и поведение при спаривании, причем и здесь были отмечены большие различия между парами, чем внутри них, то есть более сильная наследственная детерминация. В воспроизводительной способности также наблюдались различия (табл. 5). В то время как две пары, независимо от того, на каком уровне кормления они содержались до 18-месячного возраста, имели 90% нормальных эякуляций, у двух других пар этот показатель составил лишь 65—80%. У самой худшей пары было только около 35% нормальных эякуляций. Г е р т а т а л ь с к о й (1952) исследовал количество и качество семени у 38 быков симментальской породы, принадлежавших к трем различным линиям, и нашел как индивидуальные, так и линейные различия в окраске эякулята, подвижности сперматозоидов, продолжительности жизни *in vitro* и в некоторых дру-

гих признаках. Различия между отдельными семействами носят, по-видимому, генетический характер.

Непосредственные исследования наследуемости продукции семени проводились в небольшом масштабе. Обычно довольствуются определением различий в проценте оплодотворяемости у быков, которых используют на искусственном осеменении. Б и л а н с к и й (1951) нашел различия в продукции семени у различных пород лошадей, а Ф р ё л и х и В е н г е (1948), исследуя продукцию семени у кролика, нашли как породные, так и индивидуальные различия в объеме эякулята, концентрации семени и общем числе сперматозоидов. Если же объем эякулята отнести к весу тела, то различия по этому признаку отпадают. Концентрация семени, напротив, показала выраженный эффект гетерозиса. С применением так называемого испытания на истощение те же свойства семени исследовались и у полных братьев (В е н г е и Ф р ё л и х, 1951). Статистически достоверные различия у групп полных братьев найдены только в отношении концентрации семени. В этом случае не имело значения, учитывалась ли абсолютная или относительная (на 1 кг веса животного) концентрация семени. В обоих случаях показатель наследуемости составил максимально 0,40.

Проблемой, генетическое значение которой нельзя переоценить, является избирательное оплодотворение. В отдельных случаях указывалось, что при двойном покрытии, то есть при покрытии одной самки двумя самцами одной и той же или разных пород в течение одной охоты, оплодотворяемость выше, чем при покрытии только одним самцом.

По данным советских авторов, оплодотворяемость группы свиноматок, покрытых двумя хряками, составила 120% по сравнению с оплодотворяемостью контрольной группы, принятой за 100%. Величина помета у первой группы по сравнению с контрольной составила 112%. Подобные опыты, проведенные в Думмерсторфе Л е м к е и др. (1955), подтвердили эти результаты. После двукратного покрытия при рождении получают в среднем на 2,2% больше поросят, но при отъеме на 5% меньше. Если в отдельных случаях и получают большие пометы, то это, очевидно, объясняется большей жизнеспособностью плодов. Однако опыты с мышами показали, что семя производителей двух различных линий (или пород) может обладать различной оплодотворяющей способностью (Э д в а р д с, 1955). При осеменении самок смешанным семенем (в одинаковой пропорции) 86,25% потомков происходили от одного самца.

Трудность, с которой приходится сталкиваться при определении генетической изменчивости плодовитости самцов, состоит в необходимости дать оценку плодовитости самок, в число которых часто попадают и бесплодные особи. Различные исследования (на которых мы здесь не будем останавливаться) показали, что для оценки плодовитости быков по проценту стельности необходимо более 300 осеменений на одного производителя, но и при большом числе осеменений может сказаться влияние ненаследственных факторов или плодовитости женских особей. И если породные различия в проценте оплодотворения составляют, например, 60% для гернсейской породы и 73% для джерсейской (Э д в а р д с, 1947), то причины различий в плодовитости этими данными не объясняются.

П л о д о в и т о с т ь ж е н с к и х о с о б е й

В то время как продукцию мужских половых клеток надо рассматривать как непрерывный процесс в течение сезона размножения, образование женских половых клеток характеризуется определенной ритмичностью.

Регулярность наступления охоты оказалась в известной степени наследственной, хотя совершенно точных знаний об этом у нас еще нет. У коров вычисленный коэффициент наследуемости регулярности охоты составляет 0,05 (П о у и др., 1958), тогда как коэффициент повторяемости был значи-

тельно выше — 0,18. Для клинически нормальных коров Чепмен и Касида (1937) нашли коэффициент повторяемости равным 0,41, если в период предыдущей охоты не было покрытия, и 0,19, если коровы были покрыты, но стельность не наступила. Самый высокий коэффициент повторяемости составил 0,58. Для овец, свиней и кобыл найдены коэффициенты повторяемости 0,20; 0,37 и 0,28 (Чепмен и Касида, 1937). Следует подчеркнуть, что коэффициент повторяемости означает переоценку влияния наследственности, потому что в этот статистический показатель включаются те влияния окружающей среды, которые обнаруживают тенденцию действовать в течение ряда лет.

Известной мерой плодовитости может служить промежуток между отелами. Вычисленные Иоганссоном (1950) коэффициенты наследуемости этого признака лежат в пределах 0,05 — 0,10. Да и нельзя ожидать более высоких коэффициентов, так как во многих случаях время покрытия коровы после отела устанавливается самим владельцем. Намного важнее то обстоятельство, что время наступления первой охоты после отела подвержено большим колебаниям. Коэффициент повторяемости для интервала между отелом и наступлением охоты равен 0,16. Действительный же коэффициент наследуемости этого признака остается неизвестным ни для крупного рогатого скота, ни для других видов домашних животных. В отношении продолжительности охоты также наблюдаются индивидуальные различия внутри отдельных видов домашних животных. Коэффициент повторяемости для крупного рогатого скота составляет 0,44, для овец — 0,34, для свиней — 0,50 и для лошадей — 0,62.

В яичнике в период охоты имеется одна или несколько яйцеклеток. Влияние наследственности на количество продуцируемых яичником яйцеклеток изучено еще слабо. Вопрос о наследственной природе двойневы стельности крупного рогатого скота (двуяйцевые близнецы) дискутируется уже давно, и при этом была выдвинута гипотеза, что рождение близнецов может обуславливаться одним простым геном (Веббер, 1944). В настоящее время, однако, двойневую беременность у крупного рогатого скота (а также у лошади и у овцы) склонны считать количественным признаком (Коркман, 1948). (О частоте появления близнецов у отдельных пород крупного рогатого скота см. табл. 6.)

Таблица 6

Частота появления близнецов у некоторых пород крупного рогатого скота
(По Иоганссону и Венге, 1951)

| Порода | Рождаемость близнецов, % | В том числе однайцевых близнецов, % |
|---|--------------------------|-------------------------------------|
| Симментальская | 4,61 | 0,14 |
| Шведская черно-пестрая | 3,32 | 0,11 |
| Швицкая, красная датская и красная норвежская молочные породы | 2,73 | 0,20 |
| Немецкий черно-пестрый скот | 1,97 | 0,28 |
| Шведская красно-пестрая | 1,85 | 0,20 |
| Шведская комолая | 1,81 | 0,10 |
| Финская айрширская | 1,31 | 0,05 |
| Породы Новой Зеландии (в основном джерсейская) | 1,02 | 0,09 |

В то время как частота всех двойневых отелов у разных пород скота различна, в отношении частоты однайцевых близнецов эти различия не достоверны. Однако беременность однайцевыми и двуяйцевыми близнецами наступает в силу двух совершенно разных обстоятельств. Однайцевые близнецы возникают, по-видимому, при спорадическом делении одного яйца,

в то время как появление двуйцевых близнецов свидетельствует о том, что в период одной охоты овулировало не меньше двух яиц. Келлер и др. (1952), исследуя половые органы у коров, нашли разницу между теоретически ожидаемой множественной овуляцией и фактической частотой овуляций. Различий в частоте множественных овуляций по линиям не было найдено, но внутри линий у коров, у которых в предыдущую течку была отмечена множественная овуляция (30%), частота овуляций оказалась более высокой, чем у коров с обычной овуляцией (15%). Иоганссон (1932) нашел 8,16% многоплодных отелов у коров, которые однажды имели близнецов, и 18,69% у тех, которые приносили близнецов дважды. Эти данные одновременно свидетельствуют и о том, что множественная овуляция как предпосылка дизиготности является наследственно обусловленной. Наряду с этим следует отметить, что при частоте множественных овуляций, равной 13,10%, близнецы рождаются только в 1,92% случаев всех отелов. Коэффициент повторяемости рождения близнецов составил, по Коркману (1948), 0,04—0,07.

Исследования частоты многоплодных окотов у овцы указывают на наследственную природу этого признака даже в тех случаях, когда большинство найденных коэффициентов наследуемости оказывается относительно низким. На основе корреляции мать — дочь Иоганссон и Ханссон (1948) нашли этот коэффициент равным 0,15—0,25 для шведских пород, в то время как в других исследованиях он был ниже — около 0,05. Рендель (1956) вычислил также влияние наследственности на плодовитость четырех различных пород овец Швеции и нашел для породы шевинот коэффициент наследуемости 0,20, а для шропширской, оксфорд-даунской и шведской местной пород — 0,04—0,08. Различия в плодовитости между этими породами иллюстрирует таблица 7.

Таблица 7

Плодовитость различных пород овец
(По Асделлу [1])

| Порода | Число ягнят на 100 суягных маток | Порода | Число ягнят на 100 суягных маток |
|---|--|--------------------------|--|
| Шевинот | 89 | Ромни-марш | 129 |
| Шотландская черноголо- вая | 93 | Гемпшир | 132 |
| Немецкая пастбищная . . | 103 | Линкольн | 139 |
| Каракульская | 110 | Суффольк | 144 |
| Саутдаун | 119 | Шропшир | 162 |
| Оксфорд-даун | 127 | Бордер-лейстер | 181 |
| Дорсет | 127 | Остфризская | 205 |
| | | Романовская | 238 |

Генетические различия в интенсивности овуляции у свиньи изучены слабо. Однако межпородные различия и различия внутри пород по линиям с более высокой или более низкой степенью инбридинга были четко выявлены. Робертсон и др. (1951) нашли у свиней белой чештерской породы 12,3 желтых тела после первой охоты и 13,9 после второй, в то время как у польско-китайской породы их было соответственно 9,8 и 11,0. Сравнение различных инбредных линий (Варник и др., 1951), где коэффициент инбридинга доходил до 30%, также вскрыло различия, природа которых является наследственной. Некоторые результаты приведены в таблице 8.

Следует указать на то, что такие признаки, как размеры и возраст животного в период половой зрелости, также оказывают влияние на число овулировавших яиц. Различия по этим двум признакам отмечались и между линиями.

Более новое исследование Кинга и Янга (1957), в котором авторы сравнивали характер овуляций у инбредных ($F = 40\%$) и неинбредных свиноматок крупной белой породы, показало отрицательное влияние инбри-

Таблица 8

Интенсивность овуляций у 5 линий инбредных свиней
(По Варняку и др., 1951)

| Порода | Линия | Коэффициент инбридинга | Число овулировавших яиц | |
|--------------------------------------|-------|------------------------|-------------------------|-----------|
| | | | 1-я охота | 2-я охота |
| Честерская белая | AK | 0,26 | 11,8 | 12,7 |
| | MA | 0,29 | 7,0 | 9,0 |
| | PM | 0,23 | 11,8 | 12,2 |
| Йоркшир | Йорк | 0,25 | 8,5 | 10,0 |
| Честерская белая × йоркшир | ЧЙ | 0,30 | 11,0 | 10,3 |

динга. Инбредные свиноматки имели в среднем на 2,9 яйца меньше, чем неинбредные. В общем можно сказать, что каждому повышению коэффициента инбридинга на 10% соответствует уменьшение числа овулировавших яиц на 0,75 штук. Однако из этих исследований нельзя выяснить, является ли снижение интенсивности овуляции прямым следствием инбридинга или оно связано с общим ослаблением конституции животного. Последнее обстоятельство кажется наиболее вероятным. Кроме того, выяснилось, что у инбредных свиноматок было обнаружено в среднем 16,1 желтых тел, в то время как у неинбредных их было 18,4. И в первом и во втором случаях эти цифры значительно выше, чем у честерских белых и польско-китайских свиней.

Прямых опытов по определению степени наследуемости числа овулировавших яиц у крупных домашних животных не проводилось. Поэтому и в свиноводстве и в овцеводстве следует руководствоваться наследуемостью величины помета. Можно считать, что этот признак в среднем имеет коэффициент наследуемости 0,15; тем не менее он может сильно варьировать. Наследуемость величины помета при рождении у немецкой пастбищной и белой длинноухой пород свиней составляет 0,14 и 0,12 (Лаупрехт и Дёринг, 1954). Данные о средней величине пометов у некоторых наиболее распространенных пород свиней приведены в таблице 9.

Таблица 9

Средняя величина помета при рождении у различных пород свиней
(По Асделлу [1])

| Порода | Число поросят в помете | Порода | Число поросят в помете |
|--------------------------------------|------------------------|--------------------------------------|------------------------|
| Магалица | 6,8 | Честерская белая | 9,8 |
| Беркширская (США) | 7,4 | Немецкая белая короткоухая | 10,1 |
| Польско-китайская (США) | 7,8 | Шведский ландрас | 10,2 |
| Ганноверско-брауншвейгская | 8,0 | Немецкая белая длинноухая | 10,3 |
| Беркширская (Европа) | 8,5 | Йоркширская (Швеция) | 11,0 |
| Гемпширская | 9,1 | Ландрас (Норвегия) | 11,2 |

Несомненно, что эти различия в большой мере зависят от генетически обусловленных различий между породами.

С точки зрения разведения интересно, что при скрещивании часто повышается плодовитость, причем в этих случаях увеличивается число овулировавших яиц и величина помета. Степень этого увеличения зависит от многих различных факторов, и в первую очередь от пород, использующихся в скрещивании. Нельзя ожидать, что такое же относительное увеличение

сохранится при всех возможных породных комбинациях. Имеет значение также степень инбридинга. До сих пор, к сожалению, очень мало известно о том, какую степень инбридинга можно считать оптимальной, что позволило бы при скрещивании между инбредными линиями получать максимальный эффект. Это относится не только к факторам, влияющим на плодовитость, но и вообще к большинству количественных признаков. Ингленд и Винтерс (1958) исследовали влияние генетических различий на плодовитость при разных типах скрещивания свиней. Они разделили весь материал по типам скрещивания (простое, переменное и ротационное), а также по степени родства (близкое, среднее, далекое). Данные о числе живорожденных поросят в помете приведены в таблице 10.

Таблица 10

Относительное влияние генетических различий на число живых поросят в помете при различных типах скрещивания
(По Ингленду и Винтерсу, 1953)

| Тип скрещивания и степень родства между линиями | Число пометов | Число рожденных поросят, в % превосходства над пометами родителей | Постэмбриональная жизнеспособность, в % превосходства над жизнеспособностью родительских пометов |
|---|---------------|---|--|
| Простое: | | | |
| близкое родство | 62 | 0,97 | 8,88 |
| среднее » | 30 | 25,18 | 1,24 |
| далекое » | 49 | -5,33 | 21,40 |
| В среднем | | 6,94 | 10,17 |
| Переменное: | | | |
| близкое родство | 31 | 6,15 | 17,45 |
| среднее » | 24 | 9,41 | 7,41 |
| далекое » | 60 | 30,16 | 18,94 |
| В среднем | | 15,24 | 13,93 |
| Ротационное: | | | |
| близкое родство | 24 | 11,96 | 15,65 |
| далекое » | 38 | 31,71 | 14,57 |
| В среднем | | 21,84 | 15,11 |

Из таблицы ясно, что тип скрещивания имеет огромное значение для гетерозиса. Только в одном случае, а именно при простом скрещивании между отдаленно родственными линиями, плодовитость животных F_1 оказалась хуже, чем у родительских линий (-5,33%). При ротационном скрещивании плодовитость превышает средний показатель родительских линий на 22%. Общим для всех трех типов скрещивания оказалось то, что близкородственное разведение животных дало худший результат, чем скрещивание линий, которые с точки зрения родства далеко отстоят друг от друга. При непрерывном переменном скрещивании каждое поколение получает $\frac{2}{3}$ наследственного материала от отцовской линии, в то время как при ротационном скрещивании с участием трех линий получают варьирующие в каждом поколении величины — примерно $\frac{4}{7}$, $\frac{2}{7}$, $\frac{1}{7}$ от каждой линии. Если эффект гетерозиса обусловлен гетерозиготностью, наилучшие результаты даст ротационное скрещивание.

В свиноводстве США существует положение, согласно которому свиновод может взять во временное пользование или купить инбредных хряков для покрытия неинбредных свиноматок. Как выяснилось, использование таких хряков не способствует ни увеличению пометов, ни усилению жизнеспособности потомства. Но при использовании молодых свиноматок, полученных от скрещивания инбредных хряков с неинбредной свиноматкой («топкросс»), получают значительное по сравнению с чистопородными животными повышение плодовитости. В таблице 11, взятой из работы Дерхема и др. (1952), приводятся некоторые данные этих исследований.

Плодовитость и жизнеспособность молодых свиноматок «топкроссов»
и «не-топкроссов» в сравнении с плодовитостью и жизнеспособностью
их потомства

(По Дерхему и др., 1952)

| | Величина помета | % выживших |
|--|-----------------|------------|
| Потомство { «топкроссы» | 8,65 | 75,8 |
| { «не-топкроссы» | 8,70 | 75,4 |
| Молодые свиноматки { «топкроссы» | 9,85 | 77,6 |
| { «не-топкроссы» | 8,69 | 75,5 |

Кроме того, при изучении овуляционного цикла молодых свиноматок «топкроссов» было найдено на 1,63 овулировавших яйца больше, чем у «не-топкроссов».

Эмбриональная смертность

Решение проблемы о том, в какой мере полигены непосредственно влияют на раннюю смертность плода, нельзя считать полностью законченной. С самого начала следует считать как данный тот факт, что жизнеспособность зиготы обуславливается как «количественными, так и качественными генами» и нередко их взаимодействием. Мы не будем рассматривать в этой связи такое явление, как уменьшение величины помета, которое обусловлено действием летальных факторов, а ограничимся лишь обсуждением количественных различий в генотипах.

При этом надо отдавать себе ясный отчет в том, что смерть плода может наступить в любой момент, начиная с оплодотворения яйца вплоть до рождения. Кроме того, гибель плода во многих случаях может носить чисто механический (или физиологический) характер или может быть вызвана, в свою очередь, патологическими явлениями, не обладающими вообще генетической природой. Более того, смерть плода может быть обусловлена матерью или самим плодом. При известных обстоятельствах при оплодотворении может возникнуть такой генотип, который несовместим с генотипом матери (например, резус-фактор у человека). Короче, имеется масса факторов, влияющих на число детенышей, развивающихся в утробе матери.

Примером того, какое значение имеет генетическая конституция самой яйцеклетки по отношению к генотипу матери, может служить опыт В е н г е (1950) с пересадкой оплодотворенных яйцеклеток одной крольчихи другой. Пересадка яйцеклеток от чистопородных самок чистопородным дала 48% зачатий и 22% детенышей от числа всех пересаженных яйцеклеток. Если чистопородным крольчихам пересаживали яйцеклетки помесей, то получали 61% зачатий и 31% детенышей; если же яйцеклетки чистопородных крольчих или помесных пересаживали помесам, получалось 70% зачатий и 38% детенышей. Первые результаты указывают на то, что решающее значение имеет конституция яйцеклетки, последние же свидетельствуют о большом значении генотипа матери. В этой связи можно упомянуть, что, по мнению Х э м м о н д а (1934), эмбриональная смертность (атрофия плода) у одной линии кроликов наследовалась как материнское свойство.

В основу большинства исследований эмбриональной смертности кладется разница между числом желтых тел и числом плодов или живорожденных детенышей. В некоторых случаях этот метод привел к известному завышению процента смертности, так как у тех видов животных, у которых овуляция

происходит без спаривания (например, норка), зрелый фолликул может преобразоваться в «желтое тело» и без наступления овуляции. Все же, несмотря на это, эмбриональная смертность является одним из важнейших факторов, влияющих на абсолютную плодовитость, и достигает часто 50—60% от числа овулировавших яйцеклеток.

Большие различия в плодовитости обнаружены и у быков. Так, К и д-дер и др. (1954) показали, что если после одного осеменения 67—79% коров больше не приходило в охоту, то это указывало на 100%-ную оплодотворяемость. Если же после первого осеменения не пришло в охоту 40—60% коров, то оплодотворяемость составляла лишь 72%. Едва ли эта разница может быть сведена к генетическим причинам. То же можно сказать и в отношении разницы в проценте эмбриональной смертности на 60—90-й день развития (25,5% у животных с высокой и 14,9% с низкой плодовитостью). Чтобы выяснить, зависят ли различия в эмбриональной смертности от быка или от системы подбора, на опытной станции Эммонс Блейн (штат Висконсин), где в течение многих лет занимались близкородственным разведением и скрещиванием различных линий, по 837 осеменениям был вычислен процент зачатий (Хоук и др., 1955). Через 5 месяцев после осеменения погибло в среднем 19,8% неинбредных и 22,3% инбредных плодов. Когда провели те же вычисления для матерей, то выяснилось, что у неинбредных коров погибло 19,2%, а у инбредных — 28,4% плодов. Укажем на то, что между различными линиями наблюдались большие вариации, в связи с чем вычисленные показатели не являются статистически достоверными, хотя тенденция здесь довольно определенная. Напротив, у четырех наиболее интенсивно использовавшихся быков различия в эмбриональной смертности потомства были выражены очень отчетливо (35,9; 19,9; 10,9 и 21,7%). Мы могли бы упомянуть здесь и о других работах по изучению эмбриональной смертности у крупного рогатого скота; к сожалению, лишь в немногих из них мы найдем данные о влиянии генетической конституции.

У свиней в отношении эмбриональной смертности установлены породные различия. Что касается различий в жизнеспособности плодов в пределах одной и той же породы, то материалов по этому вопросу пока еще недостаточно. Как уже упоминалось, интенсивность овуляции у свиноматок разных инбредных линий была неодинаковой, и это отражалось на величине помета. Что касается влияния матери, то К и н г и Я н г (1957) не нашли различий в смертности помесных плодов, которые развивались как у инбредных, так и у неинбредных свиноматок. Разница между числом желтых тел и числом поросят в помете составила у первых 4,3, у вторых — 4,6. Ш в и т т е р (1952) в одной из работ о наследуемости плодовитости у белой короткоухой свиньи доказал, что между отдельными линиями этой породы существовали генетические различия, в результате чего «на основании большого отхода поросят в одной линии можно было сделать заключение о конституциональной ослабленности».

V. Постнатальное развитие

Для показателя плодовитости в целом несомненно важно, чтобы достаточное число животных достигло возраста половой зрелости. Если придерживаться этого взгляда, то период от рождения до половой зрелости является с точки зрения физиологии размножения только частью проблемы. Несмотря на это, мы все же остановимся на некоторых обстоятельствах, связанных с этой проблемой.

Нередко случается так, что с инбридингом связаны меньший вес, более медленный рост и более высокая смертность в период роста. У крупного рогатого скота начинают принимать в расчет вредное действие инбридинга, когда коэффициент инбридинга превышает 20—25%. Американская опытная станция в Белтсвилле опубликовала материалы о развитии живого веса гиб-

ридных телок от рождения до 2-летнего возраста (Вудвард и Гравс, 1946). Приведенные в таблице 12 цифры указывают на заметное влияние инбридинга: в каждом последующем инбредном поколении вес животных уменьшался. У отдельных особей коэффициент инбридинга превышал 50%

Таблица 12

Связь между живым весом телок и степенью инбридинга
(По Вудварду и Гравсу, 1946)

| Коэффициент инбридинга матерей | Вес, кг | | Число покрытий на стельность |
|--------------------------------|--------------|---------------------|------------------------------|
| | при рождении | в возрасте двух лет | |
| Первое поколение 1 | 38,6 | 505,3 | 2,18 |
| Второе » 26 | 35,0 | 445,8 | 2,38 |
| Третье » 33 | 34,0 | 437,7 | 2,78 |
| Четвертое » 44 | 31,8 | 432,2 | 2,81 |
| Пятое » 45 | 30,0 | 432,7 | 3,34 |
| Шестое и седьмое поколения 60 | 25,9 | 401,8 | 4,57 |

Из 108 инбредных телок 16, то есть 15 %, погибли к концу первого года жизни, в то время как все пенибредные телята (41 голова) выжили. В остальном поголовье отход телят за этот же отрезок времени составил 10 % (29 голов из 300).

Что в жизнеспособности поросят имеются значительные породные различия, было обнаружено в ряде исследований, в том числе в исследованиях американских ученых. В одном из таких исследований было проведено сравнение четырех различных пород свиней сального типа (Бредфорд и др., 1953). Было установлено, что до возраста 154 дня выжило 80 % поросят одной породы, в то время как в двух других породах выживало только 74,3 %, а в третьей — 74,7 %. Как влияла система разведения на число поросят при отъеме, показано в таблицах 10 и 13, где приводится процент отхода поросят в различных инбредных линиях от рождения до 56-дневного возраста.

Таблица 13

Смертность поросят в подсосный период (от рождения до 56 дней)
в различных инбредных линиях американских пород свиней
(По Дикерсону и др., 1954)

| Порода | Коэффициент инбридинга | | Величина помета | | Процент отхода в возрасте от рождения до 56 дней |
|-----------------------------|------------------------|--------|-----------------|--------------------|--|
| | матери | помета | при рождении | в возрасте 56 дней | |
| Гемпширская | 4 | 4 | 7,15 | 4,63 | 35,3 |
| Датский ландрас | 20 | 28 | 8,33 | 4,72 | 43,3 |
| Польско-китайская | 24 | 28 | 6,78 | 3,96 | 41,6 |
| Польско-китайская | 14 | 20 | 7,82 | 5,38 | 31,2 |
| Польско-китайская | 20 | 23 | 8,05 | 4,61 | 42,7 |
| Дюрок-джерсейская | — | 16 | 8,45 | 5,50 | 34,9 |
| Дюрок-джерсейская | 6 | 14 | 9,00 | 4,90 | 45,6 |
| Честерская белая | | | | | |

Цифры здесь говорят сами за себя. Даже при относительно низком коэффициенте инбридинга (15—25 %) наблюдалось значительное увеличение смертности поросят; поэтому можно понять, с какими трудностями приходится сталкиваться, чтобы сохранить инбредные линии и обеспечить их дальнейшее воспроизводство. Результаты других исследований говорят о том

же; во многих случаях инбредные линии существуют несколько поколений и вымирают из-за небольшой величины пометов и высокой смертности молодняка.

В заключение раздела о постнатальном развитии следует сказать, что и в наступлении половой зрелости отмечено известное влияние наследственных факторов.

На материале опытной станции Эммонс Блейн (штат Висконсин) изучалось также влияние инбридинга и чистопородного разведения на возраст телок при достижении ими половой зрелости (Х о у к и др., 1954). Несмотря на некоторые отклонения, существенных различий в этом отношении между шестью линиями быков не было найдено. Однако при сравнении систем разведения выяснилось, что у инбредной группы половая зрелость наступает в среднем в возрасте 412 дней, а у чистопородных телок — в возрасте 383 дня. Но и в этом случае неясно, является ли первопричиной более высокая степень гомозиготности или это следствие замедленного роста, так как в пределах пород существует отрицательная взаимосвязь между возрастом половой зрелости и величиной тела (приростом). Некоторые исследования указывают, что эта взаимосвязь наиболее сильно проявляется внутри инбредных линий. В опытах с инбредными линиями свиней были получены следующие данные (табл. 14).

Таблица 14

Возраст и вес инбредных свинок и хрячков при достижении половой зрелости
(По Варнику и др., 1951; Виггенсу и др., 1951)

| Линия | Степень инбридинга, % | | Возраст при наступлении половой зрелости, дни | | Вес при наступлении половой зрелости, кг | |
|-------|-----------------------|----|---|-----|--|------|
| | ♀ | ♂ | ♀ | ♂ | ♀ | ♂ |
| АК | 24 | 21 | 270 | 202 | 107,1 | 65,8 |
| МА | 33 | 34 | 270 | 211 | 102,2 | 68,6 |
| РМ | 39 | 35 | 236 | 189 | 84,9 | 63,6 |
| Йорк | 21 | 15 | 249 | 217 | 81,7 | 55,8 |
| ЧИ | 30 | 30 | 231 | 206 | 71,7 | 67,2 |

Кроме различий по линиям, являющихся статистически достоверными, внутри всех линий существовала корреляция между весом в возрасте 154 дня и возрастом при достижении половой зрелости ($r_{154\sigma} = -0,71$; $r_{154\phi} = -0,66$). Надо отметить при этом наличие большой изменчивости. Следовательно, в пределах одной линии половая зрелость наступает сначала у особей с большим весом, а в линиях, где животные достигают наибольшего веса в возрасте 154 дней, половая зрелость наступает позднее. При этом не исключены различия, связанные с полом животных.

Влияние скрещивания на возраст наступления половой зрелости у свинок было отчетливо обнаружено при межлинейных скрещиваниях (Ф у т и др., 1956). Помесные свинки достигали половой зрелости в возрасте 193,5 дня, а инбредные — лишь в возрасте 227,7 дня. Следует особо подчеркнуть, что существенное влияние системы разведения на этот физиологический признак идет через фактор живого веса. Если принять во внимание разницу в весе (в возрасте 154 дня), то влияния инбридинга или скрещивания на возраст наступления половой зрелости обнаружить не удастся.

VI. Продолжительность беременности

Здесь мы остановимся на влиянии наследственности на продолжительность беременности. Выяснилось, что доля наследственности в изменчивости этого признака внутри одного вида, породы или различных линий относи-

тельно велика. Исследование продолжительности беременности у лошади (арабская) показало, что 35,6% изменчивости обусловлены аддитивным действием генов, 13,8% — доминантностью и 23,7% — материнским влиянием. Оставшиеся 26,9% не удалось более точно проанализировать. Наследуемость составляет, следовательно, 0,36 (Р о л л и н с и Х о у е л л, 1951). В качестве примера того, что не только генотип матери, но и генотип потомка может влиять на один и тот же признак, приведем данные о влиянии различных факторов на продолжительность беременности у голштино-фризского скота (Д ж а ф а р и др., 1950).

| Генотип теленка | Относительная изм.чивость |
|---|------------------------------|
| Аддитивная наследственность | 32,0% |
| Доминирование | 16,0% |
| Материнское влияние (аддитивное) 6% (Доминиров. + постоянн. среда) . . 15% | 21,0% |
| Пол теленка | 28,6% |
| Взаимодействие: пол теленка × последо- вательность его рождения | 0,1% |
| Остаток | 2,3% |

Показатели наследуемости нужно вычислять отдельно для матери и для потомства. Тогда роль теленка выразится здесь показателем 0,32, в то время как только 6% различий в продолжительности беременности определяются аддитивным различием генов у матерей. Это составит, по-видимому, лишь очень небольшую долю общей изменчивости. При исследовании одной инбредной линии джерсейской породы Р о л л и н с и др. (1956) нашли, что 30% изменчивости приходилось на долю генетических различий между телятами, а 31% зависел от генетических различий между матерями, в то время как остаток (39%) зависел от постоянных (неаддитивных) различий между матерями. Таким образом показатель наследуемости составил 0,31. В других работах по изучению наследуемости сроков вынашивания у лошади и крупного рогатого скота было также показано, что она колеблется в пределах от 0,3 до 0,5 (см. Р о л л и н с и др., 1956).

Пожалуй, небезынтересно будет упомянуть о том, что в продолжительности беременности у крупного рогатого скота существуют четкие межпородные различия. Б р е й к л и др. (1952) по данным различных авторов составили обзорную таблицу о минимальных и максимальных сроках беременности у некоторых пород крупного рогатого скота (табл. 15).

Таблица 15

| Порода | Продолжительность беременности | |
|-----------------------------------|--------------------------------|----------|
| | минимум | максимум |
| Айрширская | 277,8 | 284,6 |
| Бурый высокогорный скот | 287,4 | 291,0 |
| Гернсейская | 281,0 | 285,0 |
| Голштино-фризская | 276,2 | 282,0 |
| Джерсейская | 277,9 | 284,3 |
| Абердин-ангусская | 276,4 | 282,5 |
| Герефордская | 279,3 | 286,3 |
| Шортгорнская | 280,8 | 283,5 |

Самая продолжительная беременность бывает у бурого высокогорного скота, хотя и у гернсейской породы также наблюдаются некоторые отклонения.

- Albertsen K., Hermafroditisme hos svin, *Nord. Vet. Med.*, 3, 849—868, 1951.
- Asdell S. A., The genetic sex of intersexual goats and a probable linkage with the gene for hornlessness, *Sci.*, 99, 124, 1954.
- Bane A., Studies on monozygous cattle twins. XV. Sexual functions of bulls in relation to heredity, rearing intensity and somatic conditions, *Acta Agric. Scand.*, 4, 95—208, 1954.
- Bielanski W., Characteristics of the semen of stallions. Macro- and microscopic investigations with estimation of fertility, *Mem. Acad. Polon. Sci. et Lettr.*, Ser. B.: *Sci. nat.*, 16, 1950, 59 S, 1951.
- Bishop M. W. H., Campbell R. C., Hancock J. L., Walton A., Semen characteristics and fertility in the bull, *J. Agr. Sci.*, 44, 227—248, 1954.
- Blake T. A., Inheritance of morphological characters in the sperms of cattle, *Nature*, 155, 631, 1945.
- Blom E., Om bedømmelsen af tyresperma. Diss. Kopenhagen. 223 S, 1950.
- Bradford G. E., Chapman A. B., Grummer R. H., Performance of hogs of different breeds and from straightbred and crossbred dams on Wisconsin farms, *J. Anim. Sci.*, 12, 582—590, 1953.
- Brakel W. J., Rife D. C., Salisbury S. M., Factors associated with duration of gestation in dairy cattle, *J. Dairy Sci.*, 35, 179—194, 1952.
- Buechi H. F., Untersuchungen über das verschobene Geschlechtsverhältnis, die Intersexualität und die Fruchtbarkeit bei der Milchziege, *Z. f. Tierz. u. Zücht. biol.*, 69, 30—90, 1957.
- Chapman A. B., Casida L. E., Analysis of variation in the sexual cycle and some of its component phases with special reference to cattle, *J. Agr. Sci.*, 54, 417—435, 1937.
- Dickerson G. E., Blunn C. T., Chapman A. B., Kottman R. M., Krieger J. L., Warwick E. J., Whatley J. A., jr., in coll. with Baker M. L., Lush J. L., Winters L. M., Evaluation of selection in developing inbred lines of swine, *North Centr. Reg. Publ.*, 38, 60 S (*Univ. Miss. Coll. Agr., Res. Bull.*, 551), 1954.
- Donald H. P., Hancock J. L., Evidence of gene-controlled sterility in bulls, *J. Agr. Sci.*, 43, 178—181, 1953.
- Durham R. M., Chapman A. B., Grummer R. H., Inbred versus non-inbred boars used in two sire herds on Wisconsin farms, *J. Anim. Sci.*, 11, 134—155, 1952.
- Eaton O. N., The relation between polled and hermaphroditic characters in dairy goats, *Genetics*, 30, 51—61, 1945.
- Eaton O. N. and Simmons V. L., Hermafroditism in milk goat, *J. Hered.*, 30, 261—266, 1939.
- Edwards J., Artificial insemination. Report to the Board for the year 1-st April 1946—31-st March 1947. Dairy Husbandry Dept., Milk Mark. Board, Thames Ditton, Surrey, 15 S, 1947.
- Edwards R. G., Selective fertilization following the use of sperm mixtures in the mouse, *Nature*, 175, 215, 1955.
- England D. C. and Winters L. M., The effects of genetic diversity and performance of inbred lines per se on hybrid vigor in swine, *J. Anim. Sci.*, 12, 836—847, 1953.
- Eriksson K., Hereditary disturbances of reproduction in cattle. Diss. Lund. 155 S, 1943.
- Eriksson K., Orienterande undersökning över ärfthigheten av fruktsamhetsstörningar hos *S. R. B.-tjurar*. *Skand. Kreatursförsäkringsbolaget*, 121—137, 1950.
- Falconer D. S., Selection for sex ratio in mice and *Drosophila*, *Amer. Nat.*, 88, 385—397, 1954.
- Fischer M. G., Methods of increasing fertility in domestic animals. *Trans. Amer. Soc. Stud-Steril.*, 1—17, 1946.
- Flehsig J., Einseitiger abdominaler Kryptorchismus bei einem Landbeschäler und seine genetische Analyse, *Berl. u. Münch. tierärztl. Wschr.*, 65, 75—76, 1952.
- Foot W. C., Waldorf D. P., Chapman A. B., Self H. L., Grummer R. H. and Casida L. E., Age at puberty of gilts produced by different systems of mating, *J. Anim. Sci.*, 15, 959—969, 1956.
- Frölich A. and Venge O., Semen production in different breeds of rabbit, *Acta Agric. Suecana*, 3, 83—88, 1948.
- Garm O., A study of bovine nymphomania with special reference to etiology and pathogenesis, *Acta Endocrin.*, 2, Suppl. 3, 144 S, 1949.
- Gilmore L. O., The inheritance functional causes of reproductive inefficiency. A review, *J. Dairy Sci.*, 32, 71—91, 1949.
- Глембоцкий Я. Л., Крипторхизм и борьба с ним, *Anim. Breed. Abstr.*, 13, 33/34, 1945.
- Глембоцкий Я. Л. и Монсеев С., Наследование крипторхизма у прекосов, *Anim. Breed. Abstr.*, 6, 21, 1938.
- Gotink W. M., Groot Th. de and Stegenga Th., Erfelijke Gebreken in de Rundveefokkerij Landbouwk. *Tijdschr.*, 67, 629—672, 1955.
- Gregory P. W., Mead S. W., Regan W. M. and Rollins W. C., Further studies concerning sex-limited genetic infertility in cattle, *J. Dairy Sci.*, 34, 1047—1055, 1951.
- Hallgren W., Abnormt lång dräktighet hos ko (graviditas prolongata cum/sine partu serotino), *Nord. Vet. Med.*, 3, 1043—1060, 1951.

- Hammond J., The inheritance of fertility in the rabbit, *The Harper Adams Utility Poultry J.*, 19, 557, 1934.
- Hancock J. L., The spermatozoa of sterile bulls, *J. Exp. Biol.*, 30, 50—56, 1953.
- Hawk H. W., Tyler W. J. and Casida L. E., Some factors affecting age at puberty at Holstein-Friesian heifers, *J. Dairy Sci.*, 37, 252—258, 1954.
- Hawk H. W., Tyler W. J. and Casida L. E., Effect of sire and system of mating on estimated embryonic loss, *J. Dairy Sci.*, 38, 420—427, 1955.
- Henricson B., Genetical and statistical investigations into so-called cystic ovaries in cattle, *Acta Agric. Scand.*, 7, 3—93, 1957.
- Herzel H. J., Untersuchungen der individuellen und familiären Unterschiede der Spermaqualität bei Bullen eines württembergischen Fleckviehzuchtverbandes, *Züchtungsk.*, 23, 141—150, 1952.
- Jafar S. M., Chapman A. B. and Casida L. E., Causes of variation in length of gestation in dairy cattle, *J. Anim. Sci.*, 9, 593—601, 1950.
- Johansson I., The sex ratio and multiple births in cattle, *Z. Zücht. B. Tierz. u. Zücht. biol.*, 24, 165—328, 1932.
- Johansson I., Production traits in dairy cattle and their improvement by selection, *Rapp. Part. 5 Congr. Int. de Zootech.*, 273—280, 1949.
- Johansson I. and Hansson A., The sex ratio and multiple births in sheep, *Ann Roy. Agric. Coll. Sweden*, 11, 145—171, 1943.
- Johansson I. and Venge O., Studies on the values of various morphological characters for the diagnosis of monozygosity of cattle twins, *Z. f. Tierz. u. Zücht. biol.*, 59, 389—424, 1951.
- Kidder H. E., Barrett G. R. and Casida L. E., A study of ovulations in six families of Holstein-Friesians, *J. Dairy Sci.*, 35, 436—444, 1952.
- Kidder H. E., Black W. G., Wiltbank J. N., Ulberg L. C. and Casida L. E., Fertilization rates and embryonic death rates in cow bred to bulls of different levels of fertility, *J. Dairy Sci.*, 37, 691—697, 1954.
- King J. W. B. and Young G. B., Maternal influences on litter size in pigs, *J. Agric. Sci.*, 48, 457—463, 1957.
- Koch W. und Berger W., Erbliche cystische Degeneration der Ovarien in Verbindung mit einem hormonalen Körperbautyp beim Rind, *Fortpl., Zuchthyg. u. Haust. bes.*, 4, 114—116, 1954.
- Kondo K., (Genetic studies on the intersex in milk goats. II. Genetic sex of intersexual goat). *Pap. Coord. Comm. Res. Genetics*, 3, 161—166, 1952.
- Korkman N., Genetic variation in frequency of multiple births in cattle, *Hereditas*, 34, 23—34, 1948.
- Krediet G., Intersexualität oder Hermaphroditismus bei Säugetieren, *Z. Anatomie u. Entwickl. gesch.*, 91, 251—291, 1930.
- Kyle W. H. and Chapman A. B., Experimental check of the effectiveness of selection for a quantitative character, *Genetics*, 38, 421—443, 1953.
- Lagerlöf N., Ofruktsamheten bland tjurarna 1945—1949. *Skand. Kreatursförsäkringsbolaget*, 101—120, 1950.
- Lagerlöf N. and Settergren I., Results of seventeen years control of hereditary ovarian hypoplasia in cattle of the Swedish Highland breed, *Cornell Vet.*, 43, 52—64, 1953.
- Lauprecht E. und Döring H., Über den Erblichkeitsanteil an der Streuung der Wurfgrösse bei Schweinen, *Z. f. Tierz. u. Zücht. biol.*, 62, 131—142, 1954.
- Lemcke Br., Gastmeier W. und Schaaf A., Der Einfluss der Doppelpaarung auf die Fruchtbarkeit der Sauen und die Gewichtsentwicklung der Ferkel, *Tierzucht*, 9, 1—6, 1955.
- Makiné S., (Constitution of the sex chromosome in the intersex goat.) *Pap. Coord. Comm. Res. in Genetics* 1, 1—3, 1950.
- McPhee H. C. and Buckley S. S., Inheritance of cryptorchism in swine, *J. Heredity*, 25, 295—303, 1934.
- Mohr F., Vererbte Zwitterbildung beim Schwein, *Tierärztl. Umsch.*, 8, 22—23, 1953.
- Paget R. F., Hermaphrodites, *Brit. Goat. Soc. mon. J.*, 36, 57—59, 1943.
- Pou J. W., Henderson C. R., Asdell S. A., Sykes J. F. and Jones R. C., A study of the inheritance of breeding efficiency in the Beltsville dairy herd, *J. Dairy Sci.*, 36, 909—915, 1953.
- Rendel J. M., White heifer disease in a herd of Dairy Shorthorns, *J. Genet.*, 51, 89—94, 1952.
- Rendel J., Heritability of multiple birth in sheep, *J. Anim. Sci.*, 15, 193—201, 1956.
- Robertson G. L., Grummer R. H., Casida L. E. and Chapman A. B., Age at puberty and related phenomena in outbred Chester White and Poland China gilts, *J. Anim. Sci.*, 10, 647—656, 1951.
- Rollins W. C. and Howell C. E., Genetic sources of variation in the gestation length of the horse, *J. Anim. Sci.*, 10, 797—806, 1951.
- Rollins W. C., Laben R. C. and Mead S. W., Gestation length in an inbred Jersey herd, *J. Dairy Sci.*, 39, 1578—1593, 1956.
- Schwittler W., Untersuchungen über die Vererbung der Fruchtbarkeit in der Edelschweinezucht von Sachsen-Anhalt, *Z. f. Tierz. u. Zücht. biol.*, 60, 241—252, 1952.

- Shibata S. and Ishihara M., (Studies on hereditary defects in Japanese native cattle), *Anim. Breed. Abstr.*, 19, 1951, 192.
- Sonnebrodt und Ranninger, Die Nymphomanie in der Rindviehzucht des Waldviertels (Niederdonau) eine Erbkrankheit, *Z. f. Tierz. u. Zücht. biol.*, 58, 108—117, 1949.
- Spriggs D. N., White heifer disease, *Vet. Rec.*, 58, 405—409, 415—418, 1946.
- Venge O., Studies of the maternal influence on the birth weight in rabbits, *Acta Zool.*, 31, 1—148, 1950.
- Venge O. and Frölich A., Semen production in different breeds of rabbit. II., *Acta Agric. Scand.*, 1, 291—300, 1951.
- Warnick A. C., Wiggins E. L., Casida L. E., Grummer R. H. and Chapman A. B., Variation in puberty phenomena in inbred gilts, *J. Anim. Sci.*, 10, 479—493, 1951.
- Weber W., Die Erbllichkeit der Disposition zu Zwillingsgeurten beim Simmentaler Fleckvieh, *Schweiz. Arch. Tierheilk.*, 86, 283—288, 1944.
- Wiggins E. L., Warnick A. C., Grummer R. H., Casida L. E. and Chapman A. B., Variation in puberty phenomena in inbred boars, *J. Anim. Sci.*, 10, 494—504, 1951.
- Wilcox C. J., Pfau K. O. and Bartlett J. W., An investigation of the inheritance of female reproductive performance and longevity, and their interrelationships within a Holstein-Friesian herd, *J. Dairy Sci.*, 40, 942—947, 1957.
- Wiltbank J. N., Tyler W. J. and Casida L. E., A study of atretic large follicles in six sire-groups of Holstein-Friesian cows, *J. Dairy Sci.*, 36, 1077—1082, 1953.
- Woodward T. E. and Graves R. R., Results of inbreeding grade Holstein-Friesian cattle, *U. S. Dept. Agric. Tech. Bull.*, 927, 39 S, 1946.
- Young G. B., Genetic aspects of fertility and infertility in cattle, *Vet. Rec.* 65, 271—276, 1953.

ГЛАВА ДЕВЯТАЯ

Вымя и молочная продуктивность

Проф. д-р И. Иоганссон

*Институт генетики домашних животных Королевской
высшей сельскохозяйственной школы Швеции, Уппсала*

Как известно, нередко коровы одного и того же стада, содержащиеся на одинаковом уровне кормления, очень различаются по молочности. Эти различия становятся еще нагляднее после проведения контроля молочной продуктивности. Что такая изменчивость в пределах породы в известной степени обусловлена генетически, доказывается, между прочим, тем эффектом, который получают при селекции на повышение молочности и жирномолочности. Но и между породами могут быть значительные различия не только по количеству молока, но и по его составу, в особенности по содержанию жира.

В связи с интенсивным внедрением машинного доения, а также в целях борьбы с заболеваниями вымени в последние годы стали больше уделять внимания форме вымени и легкородкости. Поэтому в дальнейшем изложении мы рассмотрим не только причины изменчивости удоев и состава молока, но и различия в форме вымени и сосков, а также в легкости отдачи молока. При генетическом анализе некоторые дефекты развития вымени и сосков могут иногда рассматриваться как качественные признаки. Соотношение же между передней и задней половиной вымени, длиной и толщиной сосков, скоростью истечения молока во время доения, а также удои за лактацию или за контрольный год и состав молока являются типичными количественными признаками.

С помощью статистических методов можно вычислить, какая доля изменчивости этих признаков внутри популяции обусловлена генетическими или другими причинами (см. главу III). Можно показать, какая часть изменчивости по продуктивности обусловлена различиями между стадами, а также какая часть изменчивости внутри стад обусловлена как генетическими различиями между особями, так и различными внешними факторами. Под понятием «наследуемость» (h^2) мы будем в дальнейшем подразумевать аддитивную генетическую дисперсию (вариансу) σ_g^2 , выраженную в долях или процентах общей изменчивости (σ_p^2) после исключения некоторых причин изменчивости. К коэффициентам наследуемости можно, конечно, отнести критически. Но чтобы получить показатели (например, по наследуемости молочности), наиболее близкие по своему значению к истинным, необходимо выполнить целый ряд условий, важнейшие из которых сводятся к следующему.

1. Все подлежащие исследованию животные должны быть типичными для популяции. Выбраковка коров с низкими показателями до завершения продуктивного года сказывается на результатах исследований.

2. Необходимо убедиться, что в исследуемом материале сказываются закономерности, присущие свободной популяции, где спаривание особей происходит на основе случайности их встречи.

3. При оценке наследуемости обычно исходят из того, что родственные особи обнаруживают большее сходство между собой, чем неродственные, с той предпосылкой, что сходство, например, между матерью и дочерью обусловлено только наследственностью, а не внешними влияниями. Следует обращать внимание на то, чтобы эта предпосылка вообще имела силу. Поэтому оценка производится обычно в рамках одного стада, так как очень трудно решить, в какой мере различия между стадами обусловлены генетически.

4. Исследуемый материал должен быть достаточно большим. Это особенно относится к тем случаям, когда наследуемость определяется на основе групп потомков от разных быков (группы полубратьев и полусестер по отцу). На маленьком материале средняя ошибка будет довольно большой, а само заключение — не точным.

Полученные показатели действительны для одной популяции и для тех условий внешней среды, при которых проводилось исследование. Разумеется, на основании данных, полученных при изучении отдельного признака в рамках одной популяции, можно сделать определенные выводы относительно проявления того же признака в других популяциях. Результаты опытов по изучению наследуемости молочности и жирномолочности коров, проводившихся в различных странах и в различных условиях окружающей среды, по большей части совпадают.

Для практического животноводства очень важно знать и то, как наследственность влияет на изменчивость тех количественных показателей, которые следует улучшить, и каковы генетические корреляции между ними. Тогда можно будет учесть эффект селекции, если она проводилась разными методами. С практической точки зрения не так важно знать, как наследуются эти признаки, гораздо важнее определить их наследуемость, то есть вычислить, какую часть селекционного дифференциала можно будет вновь получить в последующем поколении.

I. Вымя и соски

Так как общее количество молока, получаемое при доении, уже образовалось и скопилось в вымени к началу дойки, очевидно, что высокопродуктивная корова должна обладать относительно большим выменем, и это требование становится тем актуальнее, чем длиннее интервал между дойками. Большое значение имеет далее форма и прикрепление вымени, а также размеры и расположение сосков, в особенности при машинном доении. Вошел в употребление термин «машинное вымя», которым характеризуют симметрично развитое, хорошо прикрепленное к туловищу вымя со средними по величине и удобно расположенными сосками (В и т т, 1955).

На американской экспериментальной станции в Белтсвилле проводили опыты по изучению зависимости между объемом вымени и удойностью (Мэтьюз, Сутт и Форман, 1949). С этой целью у 442 коров с одной или несколькими полными лактациями определяли после забоя вес пустого вымени и его емкость (последнее путем впрыскивания в вымя в течение некоторого времени раствора формалина под давлением 4,5 кг). Соотношение между весом пустого вымени и емкостью определялось по количеству впрыснутой жидкости. Это соотношение, вопреки ожиданиям, не могло служить критерием для определения «железистого» или «мясистого вымени». Исследуемые животные принадлежали к разным молочным породам, и забивали их в разные сроки лактации и в разном возрасте. Средний вес вымени у лактирующих коров черно-пестрой породы составлял 22,2 кг, емкость вымени равнялась 30,6 л, а соотношение между емкостью вымени и весом — 156%; у сухостойных коров эти показатели были соответственно 12,2; 16,8 и 142%. У лактирующих коров джерсейской породы средний вес вымени составлял 17,7 кг, емкость — 24,8 л, а соотношение между этими показателями — 147%; у сухостойных коров той же породы они составляют

соответственно 10,9; 13,0 и 120%. Вес вымени в течение второго месяца лактации возрос от первого ко второму лактационному периоду на 5,8 кг, а емкость — на 8,1 кг. У всех лактирующих коров коэффициент корреляции между весом вымени и удойностью составил за лактацию +0,267, а между емкостью и удойностью +0,371. У сухостойных коров коэффициенты корреляции были выше, а именно 0,416 и 0,468. При расчете этих коэффициентов исключалось влияние возраста. Следовательно, размер вымени не только способности. Подобные опыты проводил также на 96 телках. При этом выяснилось, что емкость вымени увеличивается лишь до 30-месячного возраста, если до этого времени еще не было отела. Вес вымени увеличивался и дальше, но это могло быть главным образом следствием отложения жира.

Либенберг и Яниерманн (1957) исследовали в Думмерсторфе 85 коров разных пород и различного возраста, измерив у них в течение 6 недель после отела (за 1—2 часа до дойки) объем и глубину вымени, а затем изучив зависимость между годовой продуктивностью и размером вымени. Она оказалась, вопреки ожиданиям, довольно большой, что можно отчасти объяснить тем, что среди исследуемого материала были коровы всех возрастов.

Опыты по изучению пропорций вымени, а также местоположения и размеров сосков у коров проводились Поганссоном и Коркманом (1952) и Поганссоном (1957). Оказалось, что при визуальной оценке вымени можно обнаружить недоразвитие одной или даже двух и трех четвертей вымени, если этот дефект достаточно четко выражен, но точно определить пропорции вымени можно лишь путем контрольного выдаивания каждой четверти вымени. Такие контрольные дойки были проведены более чем у 1000 коров шведской красно-пестрой (SRB) и черно-пестрой пород (SLB). На основании полученных здесь результатов были рассчитаны два индекса, один из которых (I_{VN}) представляет собой величину удоя передней, а другой (I_{LR}) удоя левой половины вымени, выраженного в процентах ко всему удою коровы. Ниже приводятся среднее (\bar{x}) и дисперсия (s) этих показателей внутри исследуемых пород:

| Порода | Число коров | I_{VN} | | I_{LR} | |
|---------------------------|-------------|-----------|------|-----------|------|
| | | \bar{x} | s | \bar{x} | s |
| SRB (красно-пестрый скот) | 569 | 42,8 | 5,83 | 50,0 | 3,05 |
| SLB (черно-пестрый скот) | 488 | 39,1 | 6,59 | 49,8 | 3,87 |

От красно-пестрого шведского скота (SRB) из передних четвертей вымени получено 43% от общего количества молока, а от черно-пестрого — лишь 39%; это различие между породами является статистически достоверным. Правая и левая половины вымени у коров обеих пород практически дают одинаковое количество молока (50%). Дисперсия вокруг средней для I_{VN} значительно больше, чем для I_{LR} (рис. 83). На основе изменчивости внутри групп полусестер (по отцу) и между ними коэффициент наследуемости I_{VN} составил $0,76 \pm 0,12$; что касается показателя левой половины вымени, то между группами потомков от различных быков статистически достоверных различий не обнаружено. Следовательно, соотношение между продуктивностью передней и задней половины вымени в значительной мере обусловлено генетически. Различия между правой и левой половиной в своей совокупности обусловлены, по-видимому, другими причинами. Это могут быть отчасти случайные отклонения во время развития четвертей вымени, отчасти инфекции, которые с одинаковой вероятностью могут поразить четверти как

правой, так и левой стороны вымени и привести к снижению продуктивности пораженных участков. Следовательно, с селекционной точки зрения большой интерес представляет именно I_{VN} , в то время как I_{LR} имеет значение лишь при описании экстерьера вымени.

У исследованных коров встречались главным образом три типа вымени: квадратное, округлое и отвислое (рис. 84). Разумеется, между ними есть целый ряд переходных форм. Квадратное вымя встречается у коров со значительно

удлиненной задней частью туловища, поэтому такое вымя менее глубокое и редко переходит в отвислое в противоположность округлому, которое может превратиться в отвислое. Отвислое вымя не встречается, как правило, раньше третьей лактации и с возрастом животного ухудшается. Отвислое вымя встречалось у 38,9% исследованных коров черно-пестрой породы, имевших не менее шести отелов, и только у 18,2% коров красно-пестрой породы. Уже одно это различие между породами показывает, что отвислое вымя, по меньшей мере частично, обусловлено наследственностью. Более отчетливой

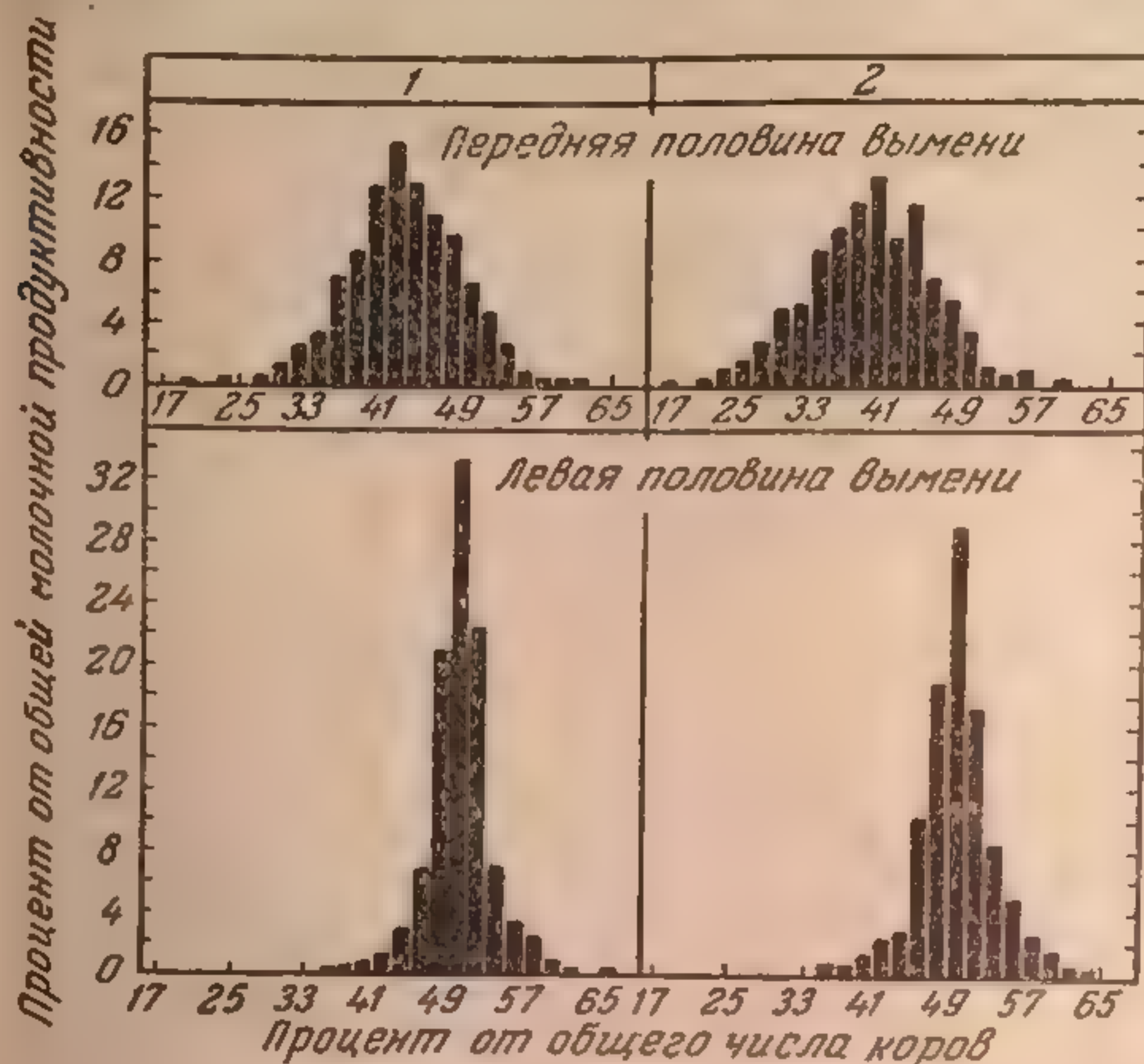


Рис. 83. Процентное распределение индексов вымени I_{VN} и I_{LR} у коров красно-пестрой (1) и черно-пестрой (2) пород (по Иоганссону, 1957).

связи между внешним типом вымени и индексом I_{VN} не установлено. Однако выяснилось, что дефекты сосков и маститы встречаются при отвислом вымени значительно чаще, чем при округлом и квадратном.

Опыты, проведенные на однойичевых близнецах крупного рогатого скота в ФРГ, Швеции, Новой Зеландии и других странах, показывают, что форма вымени и прикрепление его к туловищу, а также расположение, форма и размеры сосков по существу определяются наследственностью. Шмидт и Клиш (1938) отмечают, что, «согласно проведенным до сих пор наблюдениям, развитие вымени у однойичевых близнецов отличается поразительным сходством. Это относится не только к форме всего вымени, но и к форме и развитию отдельных четвертей и сосков». Винценрид (1955) показывает на фотографиях восьми пар однойичевых близнецов из опытной станции Виад, насколько сходна форма вымени у обоих близнецов одной и той же пары и насколько она различна у разных пар. То, что это также связано

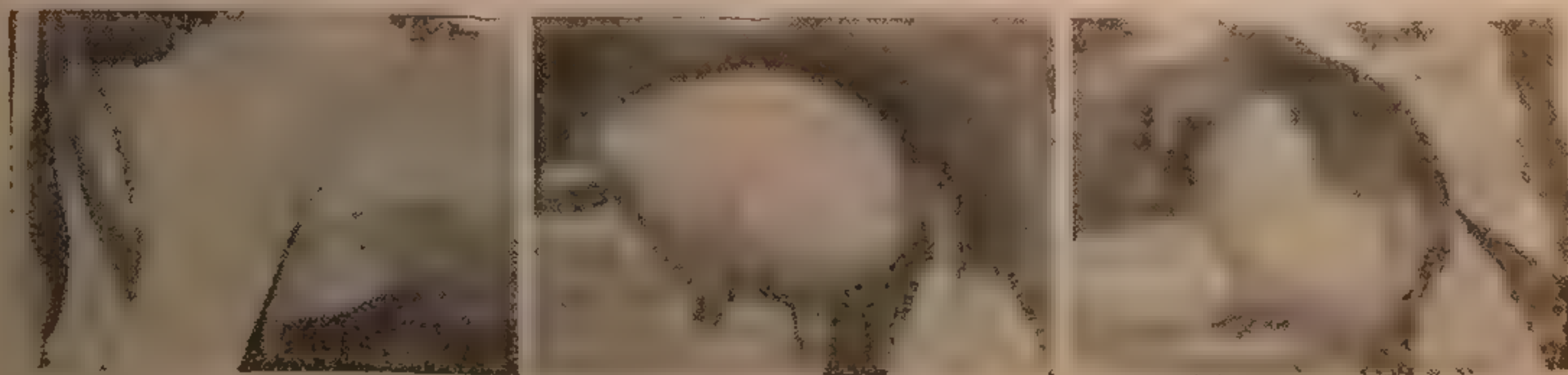


Рис. 84. Различные типы вымени: слева — квадратное, в центре — округлое и справа — отвислое вымя (по Иоганссону, 1957)



Рис. 85. Форма вымени и сосков у пары близнецов черно-пестрой породы (по Ноганссону, 1957).

с относительной продуктивностью передней и задней части вымени (I_{VII}), показана Флаксом (1954) на материале других близнецов. Как велико может быть сходство в форме вымени и сосков, наблюдающееся обычно у однояйцевых близнецов, можно увидеть из рисунка 85, взятого из материала опытной станции Виад. Это сходство обнаруживается и в форме верхушки соска, которая может быть, по Ноганссону (1957), плоской, круглой, тарелкообразной и воронкообразной. Из 22 пар однояйцевых близнецов 11 обладали абсолютным сходством в форме верхушки соска, восемь — очень большим и лишь у трех наблюдались заметные различия.

Ноганссон (1957) измерял также у группы животных длину и ширину вымени и угол наклона нижней поверхности вымени (от основания переднего соска к заднему) по отношению к горизонтальной плоскости. Кроме того, измерялись длина и толщина сосков и расстояние между ними. За индекс расположения сосков было взято расстояние между задними сосками, выраженное в процентах к расстоянию между передними. В таблице 1 даны среднее, дисперсия и коэффициенты наследуемости перечисленных признаков в порядке их убывания. Вариации в длине сосков отражены на рисунке 86.

Таблица 1

| | Среднее по породе | | Квадратическое отклонение | | Коэффициент наследуемости (в среднем для обеих пород) |
|--|-------------------|-------|---------------------------|------|---|
| | SRB | SLB | SRB | SLB | |
| Длина соска, см | 5,1 | 7,2 | 1,11 | 1,50 | $0,98 \pm 0,20$ |
| Ширина вымени сверху, см | 31,5 | 32,5 | 3,45 | 3,30 | $0,53 \pm 0,20$ |
| Расстояние между сосками на левой и правой стороне, см | 8,1 | 7,0 | 1,89 | 2,15 | $0,50 \pm 0,22$ |
| Наклон вымени, градусы | 12,3 | 22,8 | 8,42 | 9,7 | $0,42 \pm 0,20$ |
| Диаметр соска внизу, мм | 16,1 | 18,7 | 1,98 | 2,45 | $0,38 \pm 0,22$ |
| Индекс соска | 44,1 | 44, . | 13,1 | 15,1 | $0,36 \pm 0,22$ |
| Длина вымени, см | 43,7 | 45,7 | 4,11 | 3,98 | $0,28 \pm 0,20$ |
| Число добавочных сосков | 0,88 | 0,27 | — | — | $0,23 \pm 0,14$ |

Судя по этим цифрам, длина сосков в значительной степени обусловлена генетически. Коэффициенты наследуемости ширины и наклона вымени и расстояния между сосками также статистически достоверны, чего нельзя сказать обо всех прочих индексах. Это, по-видимому, связано с относительно большими ошибками в измерениях. Число добавочных сосков, которое рассматривается здесь как количественный признак, у красно-пестрого шведского скота (SRB) значительно выше, чем у черно-пестрого (SLB). При исследовании 22 пар однояйцевых близнецов-коров, у 14 пар это число полностью совпадало, у восьми наблюдались некоторые отклонения и лишь у двух пар оно совершенно не совпадало. Из этого можно сделать вывод, что наличие добавочных сосков в известной степени обусловлено генетически. Некоторые данные в специальной литературе говорят о генетической

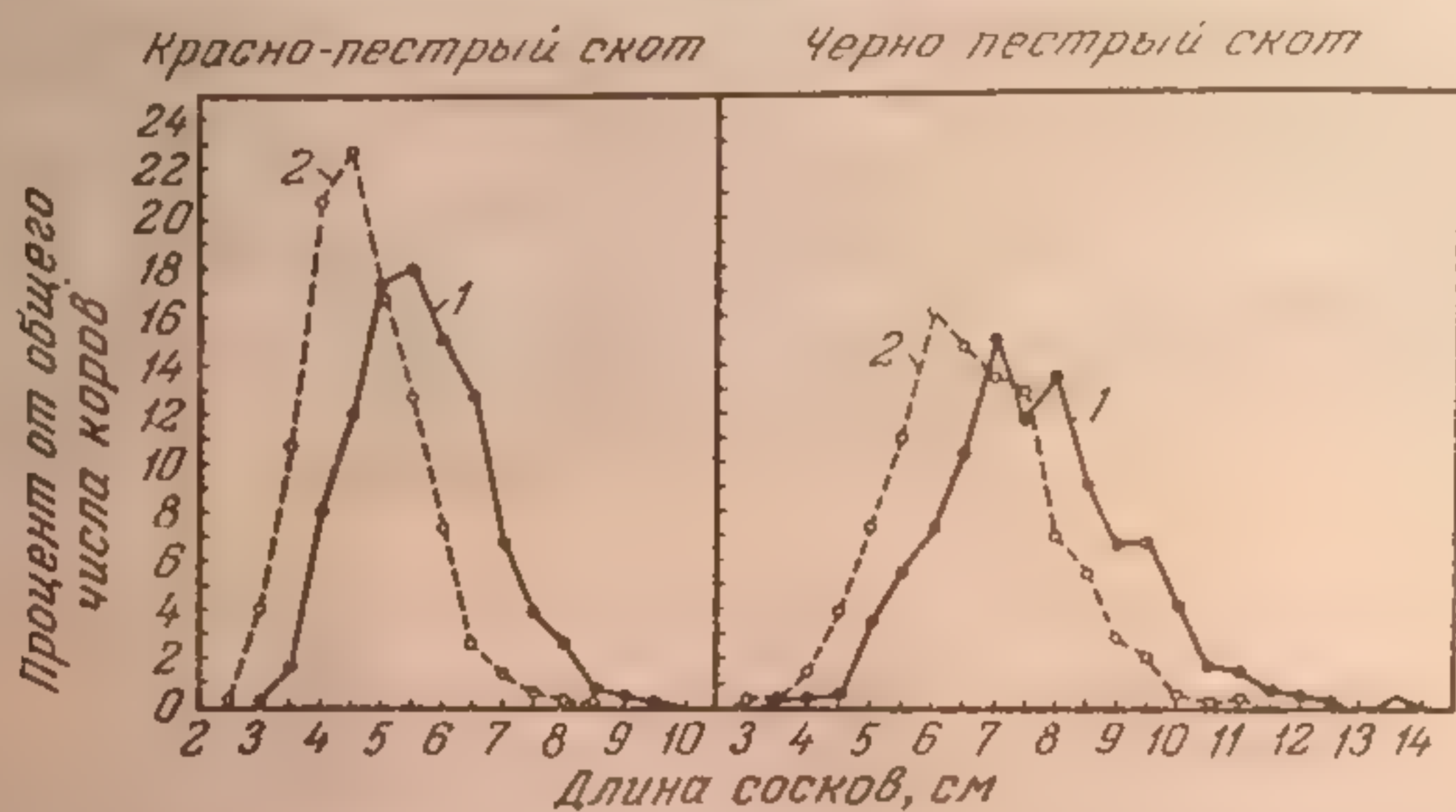


Рис. 86. Изменчивость по длине сосков у красно-пестрого и черно-пестрого скота Швеции:
1 — передний сосок; 2 — задний сосок.

обусловленности крайне выраженной гипермастии. Магнуссон (1934) описал случай, когда у коровы было шесть почти одинаково функционировавших сосков. У ее матери было восемь, а у нескольких дочерей по шесть функционирующих сосков. Добавочные соски и доли вымени у овец также обусловлены генетически (Рей, 1956).

Некоторые дефекты в развитии вымени или сосков можно отнести к качественным признакам. Доказано, что некоторые из них могут передаваться по наследству согласно простой менделевской схеме для рецессивного типа наследования. Нередко дефекты и аномалии развития не носят наследственный характер. Автор исследовал много коров с ненормально развитым выменем, а также с сосками без выводного протока, где такой дефект встречался только один раз в определенной линии животных. Хэнкок (1943) упоминает о двух парах коров — однояйцевых близнецов, где у одного из близнецов в каждой паре не хватало одной четверти вымени, а второй близнец был совершенно нормальным. В другом случае передняя часть вымени у обоих близнецов не функционировала. Флакс (1954) встретился с таким случаем, когда у одного из пары однояйцевых близнецов не функционировала вся передняя часть вымени из-за отсутствия сосковых каналов, а у другого, наоборот, функционировала только одна передняя четверть вымени.

Хейцер (1932) обнаружил среди джерсейских коров одного стада несколько таких, у которых на одной стороне была только одна четверть вымени и один сосок, а на другой стороне — две четверти вымени с очень близко расположенными сосками. У одной из этих коров две дочери были с дефектами, две — нормальные, а сын имел в том же стаде несколько дочерей с дефектным выменем. Тафф (1950) сообщает о двух быках — отце и сыне, у которых было несколько дочерей с дефектной передней четвертью вымени; аналогичные явления у бурого скота наблюдал Хёфлигер

(1952), однако здесь число дефектных четвертей вымени колебалось от 1 до 3. Б у ц и Ш м а л ь с т и г (1956) обнаружили в одном стаде 17 коров с сильно недоразвитыми передними четвертями вымени, которые продуцировали, однако, небольшое количество молока. Все эти коровы происходили от одного и того же быка.

Генетически обусловленным может быть близкое расположение и сращение сосков. Д ж о н с о н (1945) сообщал о 5 коровах герефордской породы, у которых на одной стороне вымени были сросшиеся соски, а на другой — очень близко расположенные друг от друга. Все пять коров были в близком родстве между собой. У их матерей было нормальное вымя с близко расположенными сосками. Т а ф ф (1950) сообщил о случае, когда примерно у половины дочерей одного быка было по одному большому добавочному соску, расположенному на одной стороне вымени между двумя нормальными сосками, с одним из которых он частично сросся. В данном случае предполагают, что бык был гетерозиготным по одному доминантному гену добавочного промежуточного соска.

Если определенного рода дефект вымени или сосков повторяется в одной и той же линии, есть все основания предположить, что он обусловлен генетически.

В многочисленных исследованиях показано, что и у свиней число молочных желез и сосков обусловлено генетически. По данным Н а х т с г е й м а (1925) и др., европейская дикая свинья имеет 5 пар сосков. У свиньи беконного типа нормальным считается наличие 7 пар функционирующих сосков. у пород с более коротким туловищем число сосков меньше. На основании исследований, проведенных на относительно большом материале свиней беконного типа, Б е р г е [5] установил следующую связь между числом сосков у родителей и их потомков:

| Родители (оба) | Число сосков у потомков, в среднем |
|----------------|------------------------------------|
| 13 сосков | 13,04 |
| 14 » | 13,88 |
| 15 » | 14,30 |
| 16 » | 14,52 |

Ненормально развитые соски у свиньи (например, втянутые) также могут быть генетически обусловленными. Н о р д б и (1934) отметил особенно высокую частоту таких сосков в одной инбредной линии и предположил, что этот дефект связан с рецессивным задатком.

II. Легкость отдачи молока

За последние годы проведено много исследований по физиологии опорожнения вымени, а также по установлению взаимосвязи между методами доения и физиологическим состоянием вымени у коров (см. том I, глава V). Первые работы в этом направлении провел проф. В. Я. П е т е р с е н (Высшая сельскохозяйственная школа штата Миннесота, США). В данном разделе мы ограничимся рассмотрением вопросов о влиянии различных факторов на процесс опорожнения вымени с учетом индивидуальных особенностей коров.

П е т е р с е н (1944) особенно подчеркивал, что причиной возникновения мастита является холостой ход доильного аппарата. В этот момент вакуум распространяется до соскового канала. Предположение П е т е р с е н а подтвердилось в опытах М е й г с а с сотр. (1949). Если доильный стакан оставался на соске в течение 20 минут при вакууме 40 см рт. ст., то почти у всех исследуемых коров начинался мастит. Нередко высказываемое мнение, что чистота выдаивания служит залогом здорового вымени, вряд ли может считаться абсолютно правильным. Д о д д с сотр. (1950) провели длительный опыт (30 недель) с двумя группами первотелок по 19 голов в каж-

дой. Одна группа доилась в течение 4, а вторая — в течение 8 минут. В первой группе примерно половина коров не выдаивалась до конца, а во второй доильные аппараты работали некоторое время вхолостую. Неполное выдаивание привело к небольшому снижению удоев в течение двух первых месяцев лактации и к некоторому снижению процента жира в молоке, однако это не повысило заболеваемость маститом, что имело место во второй группе.

Наиболее простым прибором для исследования скорости истечения молока является подойник, подвешивающийся на весах. В процессе доения

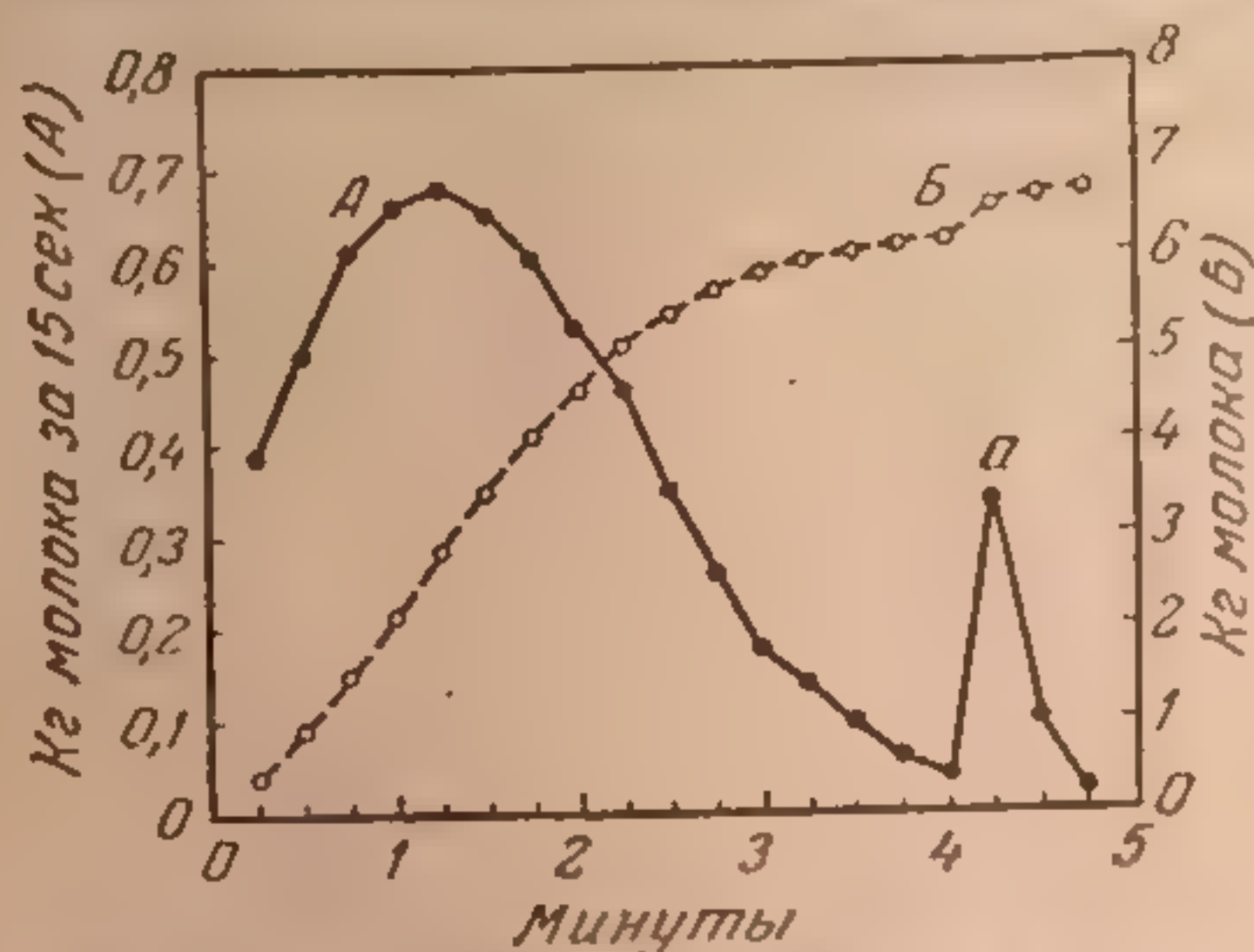


Рис. 87. Два различных способа изображения кривых выдаивания молока:

A — количество молока, выдоенного за единицу времени (15 сек.); a — количество молока в додое; B — кумулятивная кривая надоя.

лучшим критерием для суждения о легкости отдачи молока. Были исследованы также продолжительность доения и средний приток молока в минуту при машинной дойке. За меру быстроты реакции коровы на начало дойки принимали выраженное в процентах отношение количества молока, надоенного за первую минуту, к максимальному минутному удою (Коркман, 1948) или интервал с момента надевания доильного стакана до наступления максимальной молокоотдачи (Бекк и др., 1951). Процесс опорожнения вымени можно изобразить графически или кумулятивными кривыми веса или кривыми, непосредственно отражающими изменения скорости притока молока при доении (рис. 87).

Факторы, влияющие на отдачу молока

Скорость выдаивания молока зависит, с одной стороны, от действия нейро-гормонального рефлекса опорожнения (см. том I, глава V) и с другой — от диаметра соскового канала и от тонуса сфинктера соска. В некоторых случаях выдаивание может затрудняться (особенно к концу машинного доения) из-за сужения перехода от сосковой цистерны к цистерне вымени. Согласно исследованиям Бакстера с сотр. (1950) и Андрее (1955), решающее значение в скорости истечения молока имеет сфинктер соска. Бакстер с сотр. измеряли скорость истечения молока отдельно в каждом соске. При этом три соска выдаивали обычным способом доильной машиной, а в сосковую цистерну четвертого через канюлю подводили вакуум. Выяснилось, что та четверть вымени, где находилась канюля, опорожнилась у всех исследованных коров за приблизительно одинаковое время. Время опорожнения остальных трех четвертей было у разных коров различным. Повышение вакуума с 28 до 50 см рт. ст. увеличило максимальный минутный удой заднего соска при обычном способе доения почти вдвое по сравнению с тем соском, где находилась канюля. Увеличение скорости истечения молока при повышении вакуума было у тугодойких коров больше, чем у легкодойких. Это говорит о том, что главной причиной тугодойкости коров является сопротив-

общее количество надоенного молока несколько раз взвешивается через определенные промежутки времени (Иоганссон и Коркман, 1952; Додд, 1953, и др.).

Кроме этого, в опытах использовались и автоматические приборы (Виттлестон и Филлипс, 1953; Бекк с сотр., 1951). Относительно простая аппаратура для исследования скорости истечения молока из каждой четверти вымени использовалась, например, Мэтьюзом с сотр. (1941), а также Андрее (1955). Многие авторы считают максимальную скорость истечения молока из вымени за одну минуту (максимальный минутный удой)

ление, оказываемое стенками соскового канала прохождению молока. Неспособных коров с прерывистым рефлексом опорожнения вымени доить бывает труднее даже тогда, когда сопротивление сфинктера соска оказывается нормальным.

Иоганссон (1957), измерив у 370 коров диаметр соскового канала, сопоставил эти данные с максимальным минутным удоем. Корреляция между ними была $+0,304$; увеличению диаметра соскового канала на 1 мм соответствовало увеличение максимального минутного удоя на 0,6 кг. Напряжение сфинктера соска не регистрировалось, измерялся только диаметр канала, когда измерительные инструменты вводились под определенным давлением.

Сосковый канал — это ворота для инфекции, и есть основание предполагать, что бактерии легче проникают через широкий канал, нежели через узкий. Мак-Ивни и Купер (1947) нашли, что легкодойные коровы заболевают маститом чаще, чем тугодойные. Впоследствии это подтвердилось опытами Додда и Нива (1951) на 94 коровах по первой лактации, причем скорость истечения молока измерялась в течение трех дней подряд на пятой неделе лактации. Всех коров по величине максимального минутного удоя разделили на 5 групп (табл. 2).

Таблица 2

| Максимальный минутный удой, кг | Число коров | Инфицированные коровы, % | Коровы с клиническим маститом, % |
|--------------------------------|-------------|--------------------------|----------------------------------|
| 1,09 | 20 | 10,0 | 5,0 |
| 1,60 | 15 | 40,0 | 20,0 |
| 2,03 | 26 | 46,2 | 19,2 |
| 2,50 | 24 | 41,7 | 41,7 |
| 3,06 | 9 | 44,4 | 44,4 |

Следовательно, можно считать выясненным тот факт, что легкодойные коровы больше подвержены инфекциям вымени, чем тугодойные, и причиной этому служит наличие более широких ворот для инфекции. Однако из этого не следует, что с маститом нужно бороться путем селекции на более узкий сосковый канал, в частности, потому, что между легкостью отдачи молока коровами и их удоем существует положительная зависимость. Впервые на это указали Додд и Фут (1953), исследовавшие 86 (позднее 266) коров-первотелок. Увеличение максимального минутного удоя на 1 кг увеличивало удой за лактационный период (305 дней) на 419 кг, а продолжительность лактации — на 7,9 дня. За меру постоянства лактации брали число дней от максимального недельного удоя до момента, когда этот удой уменьшается вдвое. Оказалось, что при каждом увеличении максимального минутного удоя на 1 кг показатель постоянства лактации увеличивался на 10,7 дня.

Легкость отдачи молока не связана сколько-нибудь с содержанием жира в нем. Иоганссон (1958, не опубликовано), исследовав соответствующим образом 115 коров-первотелок, нашел довольно тесную корреляцию между удоем за лактацию (250 дней) и максимальным минутным удоем ($r = 0,5783$). Если максимальный минутный удой увеличивался на 1 кг, то удой за лактацию увеличивался на 676,5 кг. И здесь выяснилось, что тугодойные коровы давали более круто спадающие кривые лактации, чем легкодойные.

Доильные аппараты работали обычно с вакуумом в 33—35 см рт. ст. и 40—50 пульсациях (двойной толчок) в минуту. Додд и Нив (1951) нашли, что скорость выдаивания при машинной дойке заметно повышалась при повышении вакуума, в особенности у тугодойных коров. Мохри с сотр. (1953) получили сходный результат. Скорость истечения молока зависит от частоты пульсаций, а также от соотношения по времени между тактами сосания и сжатия. Обычно это соотношение равно 1 : 1. Марсден (1957) сделал

обзор исследований, согласно которым скорость истечения можно повысить на 40—45 % за счет изменения этого соотношения до 3 : 1. Время дойки в результате этого уменьшалось примерно на 20 %. Только за счет повышения частоты пульсации до 110 двойных толчков в минуту скорость истечения молока можно повысить на 20 %. Опасность заболеваний вымени у коров при таком соотношении тактов сосания и сжатия, по-видимому, меньше, чем при повышении вакуума в аппарате.

На скорость истечения молока при «нормальной» пульсации и «нормальном» вакууме (см. выше) во время доения влияют в основном следующие факторы.

Окружающая обстановка

Все, что беспокоит коров непосредственно перед доением или во время его, замедляет и ухудшает процесс опорожнения вымени вследствие ослабления или прекращения рефлекса молокоотдачи (см. том I, глава V). Разные коровы реагируют на это по-разному. Петерсен (1944) рекомендует незадолго перед доением легко промассировать вымя и соски полотенцем, смоченным теплой водой. Это вызывает рефлекс молокоотдачи, как при захватывании соска телят. С тех пор для проверки метода Петерсена был поставлен целый ряд опытов. В итоге можно сказать, что стимуляция рефлекса молокоотдачи желательна, но что при массаже и мокрым и сухим полотенцем эффект одинаков. К концу доения производится так называемое машинное додаивание, которое заключается в том, что доильные стаканы оттягивают книзу и одновременно легко массируют четверти вымени по направлению сверху вниз. Этим способом молоко выдаивается настолько полно, что додаивание вручную излишне. Лучшее опорожнение вымени достигается тогда, когда коров доят по определенному распорядку и таким способом, который они хорошо переносят.

Возраст коров

С возрастом величина максимального минутного удоя увеличивается. В известной степени увеличивается и средняя скорость истечения молока, однако не в такой мере, чтобы компенсировать повышение производительности, в результате чего время доения удлиняется (Додд, 1953). Кривая молокоотдачи у более старых коров, как правило, более растянута, чем у младших по возрасту, и величина машинного додоя возрастает.

Стадия лактации

Рефлекс молокоотдачи возникает быстрее у коров, находящихся в разгаре лактации. Легкое высушивание полотенцем вымени вызывает у них рефлекс молокоотдачи. С началом сухостойного периода этот рефлекс ослабляется и, чтобы его вызвать, требуется больше времени. Продолжительность доения вследствие снижения молочной продуктивности становится короче, но не пропорционально уменьшению удоя, что объясняется снижением как максимального минутного удоя, так и средней скорости истечения молока. Наблюдается тенденция к относительному увеличению машинного додоя.

Повреждения сосков и воспаления вымени

Молокоотдача затрудняется вследствие ранений или образования рубцов в сосковых каналах, или вследствие сильного втягивания сосков, а также инфицирования железистой ткани вымени.

Индивидуальные особенности коров

Ф у т (1935) первым указал на то, что скорость истечения молока во время доения (кривая молокоотдачи) является индивидуальной особенностью коров. Это было подтверждено рядом исследований, проводившихся в Англии, США, Новой Зеландии, ФРГ и Швеции. Многие авторы нашли заметные межпородные различия в легкости отдачи молока коровами. Б е к к с сотр. (1951), сравнивая американские молочные породы, установили, что как по максимальному надою за минуту, так и по средней скорости истечения молока

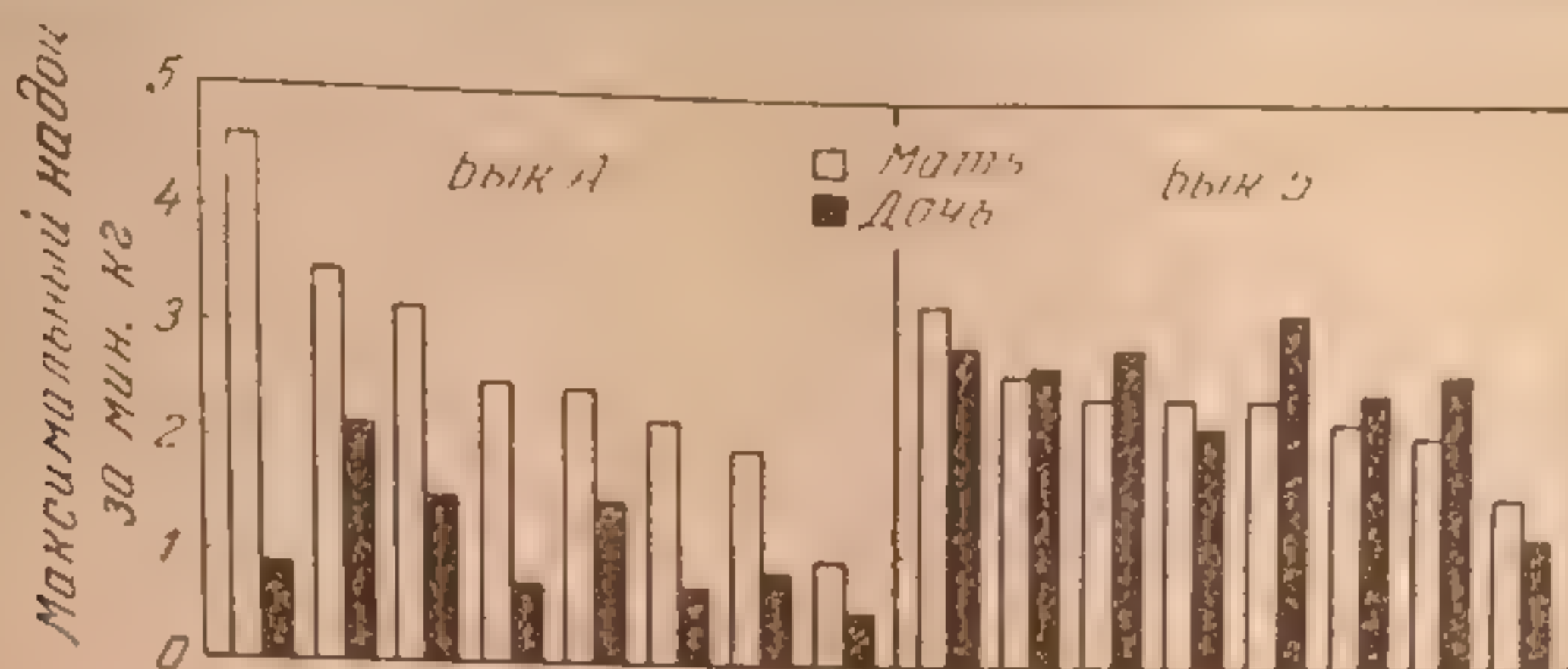


Рис. 88. Сравнение матерей и дочерей по максимальному надою за минуту. Дочери получены от разных быков А и Б (по Додду и Футу, 1953).

эти породы можно распределить в следующей последовательности: черная пестрый скот, джерсейский, айрширский, гернсейский. С т ю а р т с сотр. (1957) пришли позднее к такому же выводу.

Б е к к с сотр. изучали, как повторяется кривая молокоотдачи у коров изо дня в день, от недели к неделе, от лактации к лактации, с одной стороны, и различия между группами дочерей различных быков — с другой. Эта повторяемость у одной и той же коровы выражена в следующих коэффициентах корреляции, приведенных в таблице 3.

Таблица 3

| | Максимальный удой за минуту | Средняя скорость истечения молока | Процент удоя за первые 2 минуты | Продолжительность доения |
|----------------------------------|-----------------------------|-----------------------------------|---------------------------------|--------------------------|
| Изо дня в день | 0,956 | 0,883 | 0,928 | 0,893 |
| От недели к неделе | 0,890 | 0,800 | 0,895 | 0,873 |
| От лактации к лактации | 0,945 | 0,895 | 0,893 | 0,871 |

Цифры показывают, что изучаемые свойства варьируют у одной и той же коровы незначительно и не только по дням, но и между лактациями. Исследовались дочери от 31 быка, из которых только у 14 их было больше двух. Хотя материал был относительно невелик, все же анализ его говорит о том, что различную способность к отдаче молока дочери унаследовали от отцов. Д о д д и Ф у т (1953) рассчитали коэффициент корреляции между матерями и дочерьми по максимальному надою за минуту и нашли его равным 0,37. Исследовалось всего 40 пар, но полученный коэффициент был статистически достоверным ($P < 0,05$). Авторы установили явные различия и в группах полусестер, происходящих от разных быков.

На рисунке 88 приводятся показатели максимального надоя за минуту у дочерей быка А и быка Б по сравнению с их матерями. Все дочери быка Б по отдаче молока почти не отличались от своих матерей. В то же время у всех дочерей быка А скорость истечения молока была ниже, чем у их матерей.

Подобное исследование провел III мал ь с т и г (1955) на потомстве 14 быков. у каждого из которых по 7—8 дочерей были проверены в сравнении мать — дочь. Три быка заметно повысили у своих дочерей среднюю скорость истечения молока по сравнению с их матерями (при одинаковых суточных удоях), но многие быки также понизили ее.

И о г а н с с о н (1957, не опубликовано) изучал на материале различных стад наследуемость тугодойности, с одной стороны, на 758 дочерях 118 быков (включая 121 пару мать — дочь) и, с другой, — на 8 группах дочерей со станции проверки быков по потомству (115 коров-первотелок) и 20 парах однояйцевых близнецов из опытной станции в Виаде.

Результаты опыта по первым двум группам отражены в таблице 4. Повторяемость (корреляция) вычислена внутри пород и внутри групп по уровню продуктивности; она является мерой воспроизводимости показателей, если они повторяются при соответствующем доении в последующий день или во время последующей лактации. Повторяемость показателей от лактации к лактации свидетельствует о стабильности признаков отдельной особи. Вполне естественно, что повторяемость из дня в день больше, чем от лактации к лактации. Оба коэффициента повторяемости, однако, показывают, что определенная таким образом способность коров к отдаче молока является в значительной степени индивидуальным признаком.

Таблица 4

| | Максимальный минутный удой, кг | Удой за минуту при машинном доении, кг | Средняя продолжительность доения |
|---|--------------------------------|--|----------------------------------|
| Полевой материал | | | |
| Повторяемость по дням (540 коров) | 0,8213 | 0,8033 | 0,9733 |
| Повторяемость по лактациям (134 коровы) | 0,6753 | 0,6053 | 0,5033 |
| Корреляция между полусестрами по отцу (внутри пород, лактаций и стадий лактации): | | | |
| общая | 0,2183 | 0,2433 | 0,2733 |
| внутри стада | 0,0920 | 0,0650 | 0,1080 |
| Корреляция мать — дочь: | | | |
| общая | 0,3323 | 0,3433 | 0,2923 |
| внутри быков (внутри стада) | 0,1590 | 0,2250 | 0,2360 |
| Материал со станции по проверке быков | | | |
| Корреляция между полусестрами по отцу | 0,0861 | 0,1193 | 0,0360 |
| Наследуемость (по грубому расчету) | 0,350 | 0,450 | 0,300 |

Приведенные коэффициенты общей корреляции между полусестрами по отцовской линии, а также между матерями и дочерьми указывают на то, что наследуемость такого свойства, как легкость отдачи молока, может быть очень высокой. Для полевого материала всегда неизбежна, по-видимому, систематическая ошибка, так как пробные дойки проводятся в разных стадах. Разумеется, все пробные дойки проводятся одинаковым способом, но, очевидно, в каждом стаде коровы привыкают к определенному способу. Если исключить различия по стадам, то коэффициенты корреляции значительно уменьшатся и в большинстве случаев потеряют статистическую достоверность. Это связано с относительно небольшими размерами дочерних групп. Внутри одного и того же стада между группами дочерей восьми различных быков найдены достоверные различия в величине максимального минутного удоя и средней скорости истечения молока. В основе приведенных в таблице коэффициентов наследуемости лежат показатели корреляции «внутри быков»,

а также данные, полученные на станции испытания быков по потомству. К сожалению, все эти данные очень ненадежны; скорее всего их следует рассматривать как минимальные показатели.

На материале опытной станции Виад (однорядцевые близнецы) доля изменчивости между парами не была вычислена, так как при проведении пробных доек все пары близнецов находились на разных стадиях лактации. Все же для восьми близнецов (4 пары) были построены кривые отдачи молока, по которым можно провести сравнение как между близнецами одной пары, так

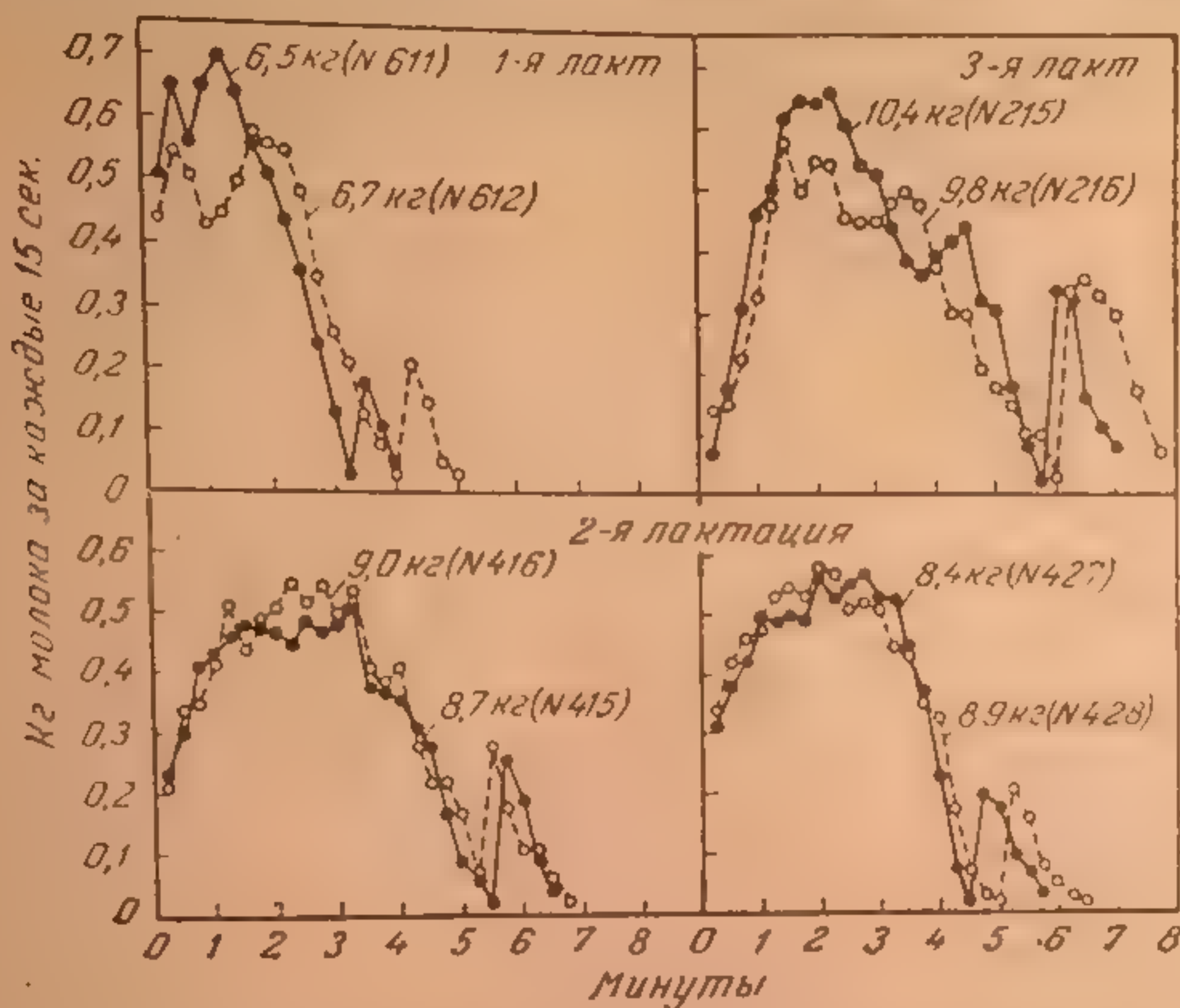


Рис. 89. Кривые выдаивания молока для четырех пар однояйцевых близнецов (по Иоганссону, 1958).

и между парами близнецов (рис. 89). Сходство между близнецами одной пары по сравнению с различиями между парами разительно. Брамби (1957) изучал легкость отдачи молока на 13 парах однояйцевых и 14 парах двуяйцевых близнецов. Источники изменчивости (в %) между парами близнецов и внутри пар оказались следующими (100 — [изменчивость между парами + +изменчивость внутри пар] = изменчивость внутри коров):

| Пары | Максимальный минутный надой | | Средняя скорость истечения молока | |
|----------------------|-----------------------------|------------|-----------------------------------|------------|
| | между парами | внутри пар | между парами | внутри пар |
| Однояйцевые близнецы | 43,1 | 51,4 | 33,7 | 57,7 |
| Двуяйцевые близнецы | 72,4 | 18,0 | 59,0 | 21,7 |
| Разница (внутри пар) | | 33,4 | | 36,0 |

То, что изменчивость среди двуяйцевых пар больше, чем среди однояйцевых, можно отнести за счет различий в генотипе. Коэффициент корреляции внутри однояйцевых пар близнецов по максимальному минутному надое равен 0,724 и по средней скорости истечения молока 0,590.

Все исследования показали, следовательно, что легкость отдачи молока в значительной степени обусловлена генетически.

Можно предположить, что наследуемость этого признака выше, чем наследуемость молочности, то есть составляет не меньше 0,3.

III. Молочность и жирномолочность

Еще до появления современного учения о наследственности проводился ряд статистических исследований по влиянию наследственности на молочность и жирномолочность (Иоганссон, 1950). В последующий за этим период господствовало мнение, что к этим признакам применим менделевский анализ. Уилсон считал (1910), что всех дочерей от определенных матерей и отцов можно разделить на три довольно обособленных класса, из которых, по его мнению, оба крайних представляют собой гомозиготы AA и aa , в то время как промежуточную группу должны составлять гетерозиготы Aa ; следовательно, изменчивость по продуктивности должна зависеть от пары аллельных недоминантных генов. Позднее Уилсон (1925) нашел, что это простое объяснение не может быть удовлетворительным, и присоединился к гипотезе Нильсона-Эле о полимерных генах, который считал ответственными за продуктивность четыре независимых друг от друга пары аллелей. Последнюю попытку провести анализ наследования этого признака сделал фон Патов (1926 и 1930). Он предположил, что все коровы одной породы гомозиготны по одному гену, который обуславливает определенную минимальную продуктивность, и что, кроме того, генетическая изменчивость определяется тремя парами генов таким образом, что любая доза плюс-гена (A, B, C) вызывает одинаковое повышение продуктивности. Далее полагали, что выделенное молоко имеет определенную минимальную жирность и, что, кроме этого, на содержание жира в молоке (но не на количество молока) влияет пара аллельных генов Ff . Таким образом, большая часть продуцируемого жира генетически связана с величиной удоя, но сверх этого величина удоя и содержание жира варьируют независимо друг от друга. Чтобы исключить различие влияний внешней среды между отдельными годами продуктивности, фон Патов вводил поправку, представляющую значительный интерес с принципиальной точки зрения. Он рассчитывал средний суточный удой отдельных коров в промежутке между отелами, внося поправку 10 кг молока на отклонение одновременного среднего показателя по коровнику (корректированный

средний суточный удой = $\frac{10 \times \text{фактический суточный удой коровы}}{\text{одновременный средний показатель по коровнику}}$).

Свои исследования фон Патов проводил внутри отдельных стад, и поэтому перед ним не вставала проблема сравнить показатели продуктивности коров, принадлежавших к разным стадам и содержавшимся на разных уровнях кормления. В последнем случае поправка на общий средний показатель по коровнику неизбежна. Генный анализ фон Патова не дает даже приблизительного представления о действительном положении и в настоящее время имеет только исторический интерес.

Одним из наиболее четко выраженных количественных признаков, который особенно тщательно анализировался генетиками, является удой за лактацию или за контрольный год. Во-первых, на этот признак влияет, по видимому, много генов. Все наследственные задатки, определяющие величину и строение вымени, легкость отдачи молока, функции органов размножения и гормональные процессы в организме, способность принимать большие количества корма, характер и интенсивность обмена веществ, а также здоровье и состояние животного, влияют в большей или меньшей степени и на молочную продуктивность. Для того чтобы могла проявиться максимальная продуктивность животного, требуется эффективное и гармоничное взаимодействие всех органов и систем организма. Для того чтобы корова могла дать 4500 кг молока в год, она должна преобразовать в него $3400 \cdot 10^3$ ккал. энергии, полученной с кормом, что само по себе является очень большой работой. Во-вторых, молочность зависит не только от наследственных задатков, но и от множества внешних факторов, например от количества и состава корма, продолжительности интервала между дойками и способа доения, температуры и зоогигиенического состояния коровника, метеорологических условий

и т. п., а также от возраста коров, продолжительности интервалов между отелами и сухостойного периода. Мы вправе утверждать, что ни экспериментальным разведением, ни статистическим анализом полевого материала невозможно выяснить, какое число генов влияет на этот признак, и тем более установить, как взаимодействуют между собой различные гены. Может возникнуть вопрос, нельзя ли все же внутри этого большого комплекса локализовать действие некоторых «главных генов» (олигогенов). Насколько можно судить об этом в настоящий момент, это, по-видимому, невозможно. Все предпринятые до сих пор в этом направлении попытки не привели к каким-либо определенным результатам. При определении доли участия наследственности в общей фенотипической изменчивости следует пользоваться уже упомянутыми здесь статистическими методами.

Самой распространенной мерой определения молочной продуктивности коровы является удой за контрольный год или лактационный период. Нередко для этой цели используется и количество жира. Гейнс (1928) подчеркивал, что лучшей мерой определения работы, которую производит корова при секрети молока, является его калорийная ценность. Против этого вряд ли можно возразить. Этот же автор предложил пересчитывать все удои на 4-процентное молоко, имеющее определенный энергетический эквивалент (1 кг молока — 750 ккал). Калорийность тесно коррелирует как с количеством молока, так и с количеством жира. Поэтому такой пересчет лишь незначительно повышает точность; автор статьи нашел корреляцию между калорийностью и количеством жира, равную 0,98. Процентное содержание в молоке жира, белка, сахара или минеральных солей определяет качество молока. При учете молочной продуктивности лактационный период можно рассматривать как естественную единицу измерения, так как молочная продукция физиологически связана с функцией органов воспроизводства. Продолжительность лактационного периода зависит в сильной степени от продолжительности периода между отелами. Чтобы уменьшить влияние фактора изменчивости периода между отелами на показатели продуктивности, период лактации ограничивается определенным числом дней (международный стандарт 305 или 330 дней) (см. том I, глава V). В целях полного исключения упомянутого влияния необходимо, как показано на рисунке 91, ограничить период учитываемой лактации 180 или не более чем 200 днями. Недостаток такого сильного сокращения учитываемого периода лактации в том, что индивидуальные особенности течения лактации (форма лактационной кривой) не могут проявиться полностью. При учете продуктивности за лактационный период значительно легче внести поправки, например, на время между отелами, сезон или возраст во время отела. Если же учет удоев ведется в производственно-экономических целях, тогда удобнее работать с показателями продуктивности за контрольный год. Между размерами тела и молочностью существует определенная взаимосвязь. Это подтверждают сравнения между различными молочными породами скота, например черно-пестрой, айрширской и джерсейской. Ту же зависимость можно показать в большей или меньшей степени и при сравнениях внутри пород. При анализе материалов датских станций испытания быков по потомству Иоганссон (1954) обнаружил, что между продукцией молочного жира у коров (250 дней, первая лактация) и их весом непосредственно после отела при постоянном возрасте существует корреляция, равная 0,197; при увеличении веса на 1 кг количество жира в молоке увеличивается на 0,14 кг. Эта взаимосвязь обусловлена, по-видимому, не только различиями в размерах, а в известной степени различной упитанностью коров во время стельности. Мейсон с сопр. (1957) анализировали тот же материал и установили, что из трех показателей размеров тела, а именно живого веса, объема груди и высоты в холке, только последний обнаруживает отчетливую генетическую корреляцию по отношению к молочности (0,19). Они считают, что высота в холке является лучшим индексом размера туловища, так как она в меньшей мере подвержена случайностям, связанным с кормлением, чем вес и объем груди.

Не менее важен и другой вопрос: существуют ли индивидуальные, генетически обусловленные различия в эффективности использования корма (способности преобразовать его в молоко)? При обычном контроле продуктивности точно учесть потребление корма отдельными коровами невозможно, так как это связано с известными расходами. На датских станциях испытания быков индивидуальный учет потребления корма ведется только при стойловом содержании, а не на пастбище. Венге (1956) изучал различия в общем потреблении корма (в скандинавских кормовых единицах) в расчете на 1 кг молочного жира по группам дочерей и между этими группами, с одной стороны, и с другой — потребление продуктивного корма (разница между общим количеством корма и поддерживающим кормом, рассчитанным по принятым кормовым нормам). Коэффициент наследуемости общего потребления корма в расчете на 1 кг молочного жира составил 0,4 и потребления продуктивного корма — 0,2. Как показали Мейсон с сотр. (1957), между общей молочной продуктивностью (или продукцией молочного жира) и оплатой корма должна существовать большая зависимость. Корова с высоким удоем за лактационный период совершенно автоматически достигает относительно высокой продуктивной эффективности. Поэтому сомнительно, можно ли определить наследуемость этого признака на основе такого не совсем безупречного материала. Едва ли такая оценка окажется более совершенной, чем анализ общей молочной продуктивности. То же, хотя и в меньшей степени, относится и к оценке наследуемости эффективности использования продуктивного корма.

Очевидно, отдельные особи различаются между собой по эффективности использования корма и преобразования его в молоко. Эти различия обусловлены генетически и, чтобы определить их, необходимо провести исключительно точный учет расхода корма на относительно большом числе родственных между собой особей. Здесь можно было бы использовать однояйцевых близнецов, с тем чтобы ограничить потребность в подопытном материале.

В дальнейшем мы не будем учитывать взаимосвязи между размерами тела коров и их продуктивностью, а также эффективность использования корма, а ограничимся лишь обсуждением вопросов об общем количестве молока и его составе.

Как уже упоминалось, молочная продуктивность в большой мере зависит от влияний окружающей среды. Сильнее всего эти влияния сказываются на содержании жира и белка, в то время как на содержании сахара и минеральных веществ условия внешней среды сказываются слабее. Проявление количественных признаков — это результат сложного взаимодействия между наследственностью и окружающей средой. Мы начнем с обзора результатов исследований о влияниях некоторых факторов окружающей среды на фенотипическую изменчивость молочной продуктивности. Об окружающей среде здесь говорится в самом широком смысле; это понятие охватывает не только различные внешние влияния, но и возрастные изменения продуктивности и влияние периодов между отелами и периодов сухостоя.

Влияние некоторых факторов окружающей среды на молочность и жирномолочность

Возраст

Влияние возраста первого отела на последующую продуктивность красно-пестрого шведского скота показано на рисунке 90. Она возрастает с увеличением возраста отела лишь до известного предела. Для достижения максимальной продуктивности при существующих условиях кормления необходимо, чтобы корова не только достигла определенного возраста, но и имела при этом не меньше трех отелов. В среднем в относительно большой попу-

ляции животных максимальная продуктивность достигается в период между четвертой и шестой лактацией. В последующих лактациях наблюдается снижение продуктивности. Влияние на продуктивную способность молодых коров не только возраста, но и числа лактаций, было впервые доказано Крюгером (1934) и впоследствии подтверждено многими другими авторами, в том числе Иоганссоном и Ханссоном (1940). Это свойство зависит от развития вымени в первые периоды стельности. Есть основание предполагать, что у пород скороспелых максимальные удои наступают в более раннем возрасте, чем у позднеспелых. Важен также и уровень кормления. В высокопродуктивных стадах удои молодых коров с увеличением возраста первого отела повышаются быстрее, чем в низкопродуктивных.

Возраст первого отела является вообще настолько важным фактором изменчивости, что его нельзя не принимать в расчет ни при определении доли наследственности в общей изменчивости, ни при оценке племенной ценности животных.

Влияние возраста можно исключить, если учитывать продуктивность коров, проявленную ими в одинаковом возрасте, или вводить поправки на возраст. В последнем случае при расчете корректирующих факторов возможны различные ошибки (Лаш и Шроде, 1950).

Если большое число одновременно лактирующих коров группируют по возрасту первого отела и рассчитывают средние показатели по каждой группе, то отбор среди них, как правило, сводится к тому, что коров с низкой продуктивностью выбраковывают в относительно раннем возрасте. Если же, напротив, учитывают только коров с определенным числом лактаций (например, 8 или 10), то, с одной стороны, надо учесть, в какой мере изменились условия окружающей среды за период проведения исследований, а с другой — не забывать, что работа ведется с селекционной группой. Все корректирующие факторы должны быть приемлемы для соответствующей популяции и при существующих условиях окружающей среды. На жирномолочность возраст оказывает очень незначительное влияние. В среднем самое высокое содержание жира в молоке бывает в первую лактацию, а затем оно снижается на одну или несколько десятых процента.

Какая часть общей изменчивости продуктивности коров обусловлена возрастом, зависит в значительной степени от учитываемого периода лактации. В качестве примера можно привести результаты, полученные Иоганссоном и Ханссоном: при учете продуктивности за первые 200 дней лактации только 25% общей изменчивости были обусловлены возрастом, за 300 дней — 10%, а за контрольный год соответственно только 3,5%.

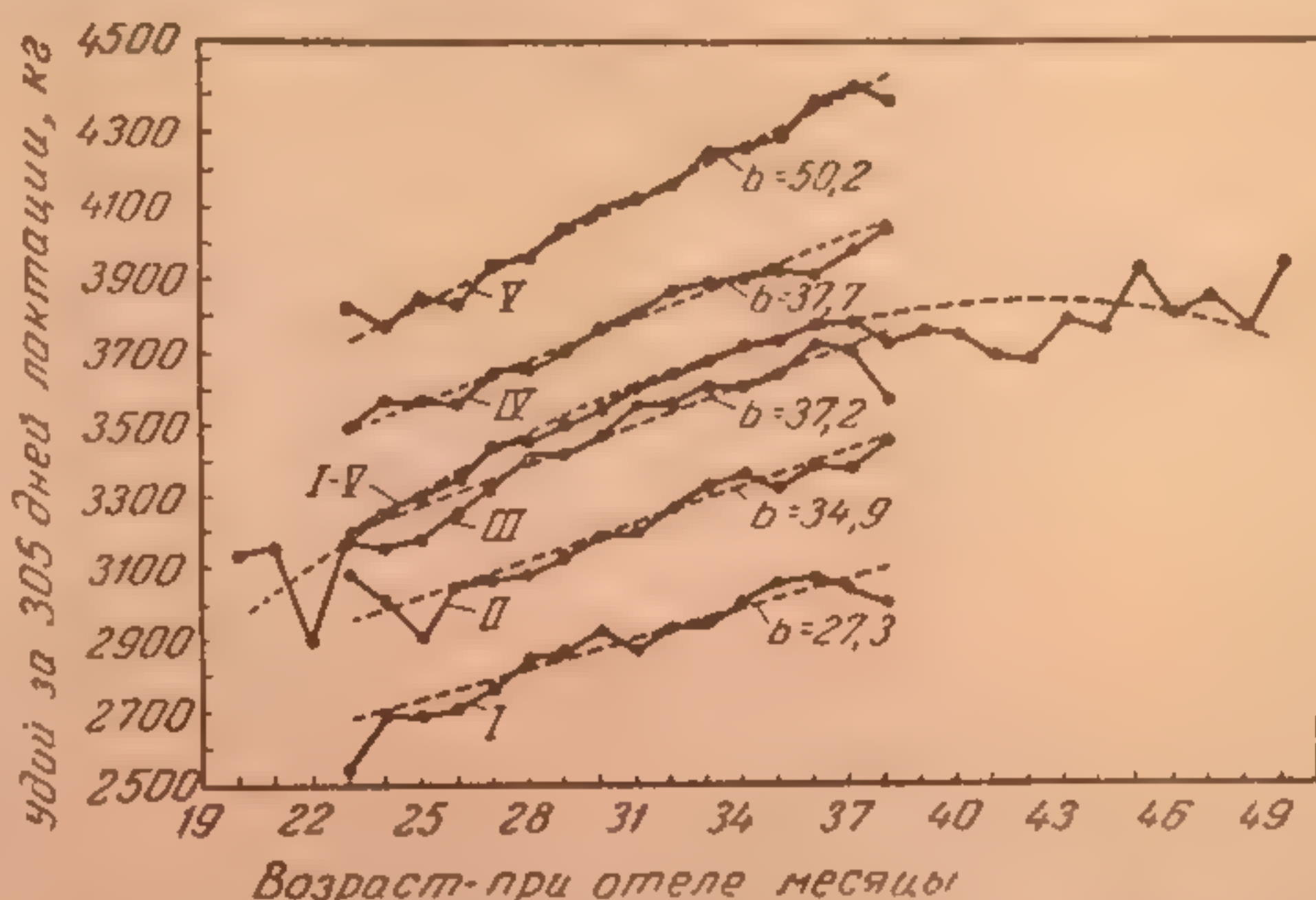


Рис. 90. Связь между возрастом коров при первом отеле и молочной продуктивностью за последующий период лактации (305 дней). Кривая I—V, охватывающая весь период (от 20 до 49 месяцев), построена по данным удоя 46 923 коров красно-пестрой породы. В пределах периода от 23 до 38 месяцев материал разделен на 5 групп (I, II, III, IV, V) по среднему показателю по коровнику, а внутри каждой группы была вычислена регрессия (b) продуктивности за лактацию на возраст при отеле. В пределах этого периода регрессия практически прямолинейна и при высоком уровне продуктивности значительно больше, чем при низком (по Хофмейру, 1955).

Период между отелами

Все исследования подтверждают, что промежуток между отелами лишь в незначительной степени определяется наследственным предрасположением коров (см. ниже). Следовательно, этот период можно рассматривать как негенетическую причину изменчивости продуктивности. Ее воздействие можно компенсировать путем вычисления среднего показателя за несколько лет продуктивности для одной коровы или введением поправок.

Что касается влияния на продуктивность, то следует различать текущий и предшествующий промежутки между отелами. Как влияет текущий промежуток между отелами на показатели продуктивности при различном ограничении учитываемого периода лактации, видно из рисунка 91. При ограничении учитываемого периода лактации до 200 дней или

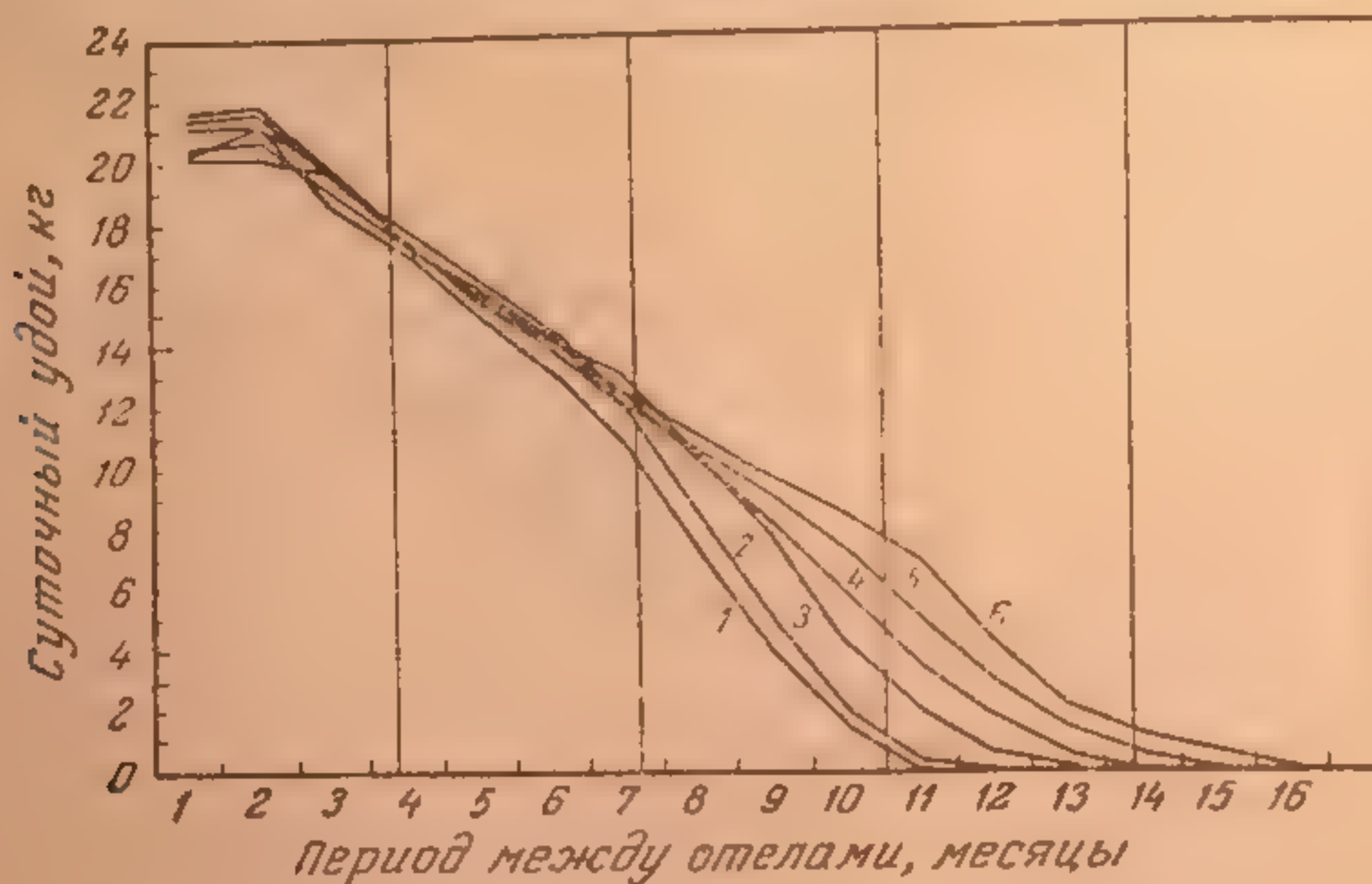


Рис. 91. Связь между формой лактационной кривой и продолжительностью текущего периода между отелами (по Иоганссону и Ханссону, 1940).

меньше это влияние не проявляется. Предшествующий промежуток между отелами влияет на продуктивность главным образом за счет продолжительности периода сухостоя. При удлинении промежутка между отелами на один день период сухостоя удлиняется в среднем на 0,3 дня (Иоганссон и Ханссон, 1940). Более продолжительный период сухостоя способствует тому, что корова приходит к отелу в лучших условиях и продуктивность ее в последующую лактацию выше, чем при более коротком сухостойном периоде. С другой стороны, совершенно очевидно, что чем длиннее период сухостоя, тем ниже продуктивность в текущей лактации (коэффициент корреляции внутри коров — 0,43).

Продолжительность периода сухостоя

Продолжительность сухостойного периода в довольно значительной мере обусловлена генетически. Коэффициент повторяемости внутри стад составляет примерно 0,3, а коэффициент наследуемости — 0,2. Об относительно сложной связи между продолжительностью сухостойного периода и продуктивностью в течение последующего периода лактации можно получить представление из рисунка 92. 647 коров шведской черно-пестрой породы, закончивших три следующие друг за другом лактации (третья, четвертая и пятая), разделили, в зависимости от средней продолжительности периода сухостоя, на 4 группы. В каждой группе была установлена взаимосвязь между продолжительностью периода сухостоя и продукцией молочного жира

за последующий период лактации. В I группе, куда отнесли коров с коротким периодом сухостоя (0—30 дней), наиболее отчетливо выявилась связь между повышением продуктивности и продолжительностью периода сухостоя, а в группах III и IV (коровы с более длительным сухостойным периодом — 60—90 и 90—120 дней) эта связь слабее. Если сравнить среднюю продолжительность периода сухостоя со средней продуктивностью коров (на рисунке показано в виде непрерывной кривой), то наиболее оптимальным окажется период сухостоя в 35—40 дней; при более продолжительном сухостойном периоде продуктивность снижается. Вводить поправку на изменчивость продолжительности сухостойного периода или на общее число дней лактации было бы принципиальной ошибкой, так как этой поправкой будет исключена часть генетически обусловленных различий в продуктивности между особями. Во избежание этого корректирующие факторы должны быть строго индивидуальны, а это едва ли возможно.

Промежуток между доениями

Согласно более старым исследованиям, промежуток между доениями, а следовательно, и число доений в день оказывали довольно большое влияние на молочность. При испытаниях потомства, проведенных отделом молочной промышленности Министерства сельского хозяйства США, выяснилось, что трех- и четырехкратное доение дает на 20—35% больше молока, чем двукратное. Возможно, что здесь эффект трех- или четырехкратного доения был сильно преувеличен, что могло быть связано с тем, что в первом случае уровень кормления был выше, чем во втором.

То обстоятельство, что при трехразовом доении можно получить более высокие показатели, чем при двухразовом, и что некоторое повышение молочности достигается и при четырехразовом доении, возможно, не вызывает возражений. Однако, чтобы добиться повышения продуктивности путем более частых доений, промежутки между дойками должны быть приблизительно равными. С другой стороны, маловероятно, чтобы при высокой оплате труда доход от повышения продуктивности покрывал связанные с этим дополнительные расходы. Переход от одного ночного интервала (11—12 часов) и двух дневных (6—7 часов) к ежедневному двухразовому доению с приблизительно равным интервалом, без изменения условий кормления и содержания, вызывает в большинстве случаев незначительное снижение продуктивности.

В последние годы проводилось много исследований на однойцевых близнецах с целью установить влияние удлиненного ночного и сокращенного дневного интервала. К л е с с о н и Х а н с с о н (1956) сравнивали равные интервалы (12 + 12 часов) с удлиненным ночным и более коротким дневным

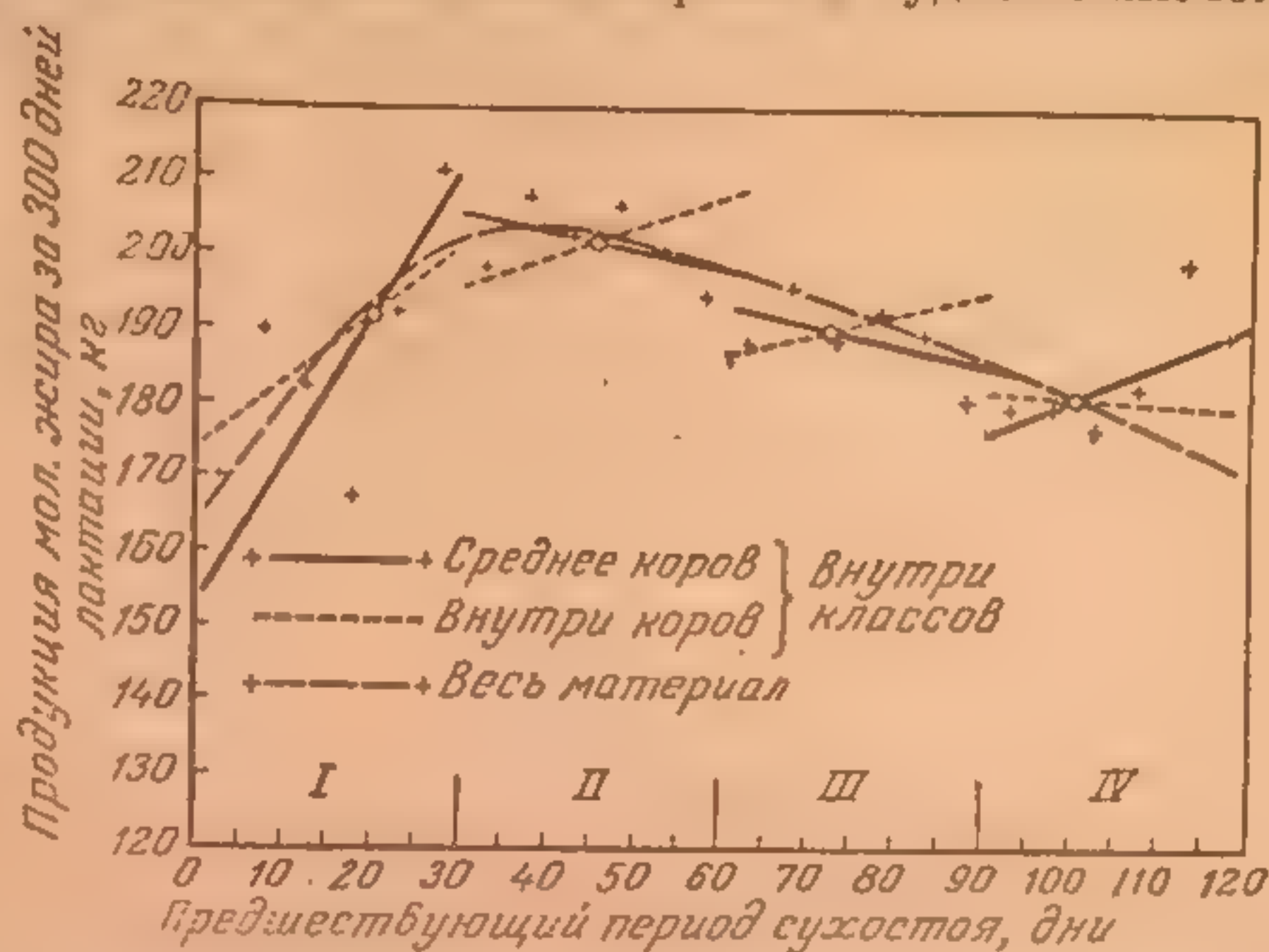


Рис. 92. Связь между продолжительностью предыдущего периода сухостоя и молочной продукцией за последующую лактацию. В зависимости от средней продолжительности сухостойного периода коровы разделены на следующие 4 группы: I — 0—30 дней; II — 30—60 дней; III — 60—90 дней и IV — 90—120 дней. Опыт охватывает 3 лактации (с третьей по пятую). Для каждой группы представлена регрессия продукции молочного жира за лактацию на длительность предыдущего сухостойного периода. Кроме того, для всего материала дана соответствующая регрессия средней молочности коров на их средний период лактации (П о г а н с о н, не опубликовано).

интервалом. При ночном интервале 15 и дневном 9 часов удои коров за первые 40 недель лактации были на 1,6%, а продукция жира — лишь на 0,2% меньше, чем у их сестер-близнецов, которых доили с равным интервалом; при интервалах 16 и 8 часов удои снизился уже на 3,9%, продукция жира — на 2,3%. Среднее содержание молочного жира за более длительный период времени от изменения продолжительности интервалов между дойками меняется очень незначительно, хотя в молоке разных доек эти различия могут быть довольно значительными. М а к-М и к е н и Б р а м б и (1956) в опыте с 11 парами однойцевых близнецов, проведенном на опытной станции Руакура (Новая Зеландия), получили при интервалах между дойками 16 и 8 часов такие же результаты, как и при 12-часовом интервале. Х а н с с о н (1956, не опубликовано) в опыте с доением один раз в сутки в течение всей лактации получил катастрофическое снижение продуктивности в среднем на 40–45%. Случайное выпадение одной дойки при двухразовом доении также приводит к явному снижению молочности (В и т т, 1935).

Судя по всему, ночной интервал может быть на один или два часа длиннее дневного (имея в виду общий отдых организма в течение ночи), что не вызовет снижения надоя. На более значительные изменения промежутков между дойками разные коровы реагируют по-разному: у одних это почти не сказывается на надое, другие отвечают значительным снижением продуктивности (К л е с с о н и Х а н с с о н, 1956). Очевидно, эти различия обусловлены генетически, в связи с чем невозможно установить единые корректирующие факторы. Можно также рассчитывать на то, что с повышением уровня кормления влияние на уровень продуктивности будет возрастать. Если путем создания оптимальных условий стремятся получить от коров максимальную продуктивность, нужно, очевидно, устанавливать относительно короткие интервалы между дойками. В опыте с высокопродуктивными коровами датской красной породы (С т е е н с б е р г и Э с к е д а л ь, 1950) средняя продуктивность 10 коров одного стада за 365 дней лактации была доведена с 5758 до 10 070 кг, а средний процент жира с 4,28 до 4,64%. Кормление и доение коров было четырехкратным с приблизительно равными интервалами между ними.

Месяц отела

Месяц отела, как правило, оказывает явное влияние на продуктивность последующей лактации. В условиях сельского хозяйства Северо-Западной Европы коровы, отелившиеся поздней осенью или зимой, дают в среднем на 5–10% больше молока, чем те, которые телятся летом (С а н д е р с, 1927; И о г а н с с о н и Х а н с с о н, 1940; М а х а д е в а н, 1951). При зимнем стойловом содержании скота путем подбора кормов можно полнее удовлетворить потребность коров в питательных веществах, чем во время выпаса. В сезонных колебаниях продуктивности существуют, однако, большие различия между различными сельскохозяйственными районами, между стадами одного и того же района, а также между различными годами в пределах одного стада. Поэтому очень трудно внести удовлетворительную поправку на влияние месяца отела на молочность; корректирующие факторы должны соответствовать местным условиям.

Уровень кормления и уход за животными

Из всех факторов окружающей среды наибольшее влияние на продуктивность оказывает уровень кормления. В обычных условиях хозяйства нельзя провести различия между влиянием уровня кормления (или состава корма) и влиянием содержания (метод доения, зоогигиена, наблюдение за здоровьем и т. п.); поэтому целесообразно объединить все относящиеся

сюда моменты в общее понятие о к р у ж а ю щ а я о б с т а н о в к а
В опытах можно, напротив, некоторые компоненты изучать отдельно.

В опытах с однойцевыми близнецами изучалось влияние уровня кормления в период выращивания на физическое развитие телок и их последующую молочность. Боньер, Ханссон и Скьервольд (1948) поставили опыты с выращиванием 9 пар близнецов шведского красно-пестрого скота. Одного близнеца из пары содержали на высоком, а другого — на низком уровне кормления. Животных выращивали до 27-месячного возраста. В первой группе животные потребляли за это время в среднем 3705, а во второй — 1928 скандинавских кормовых единиц. В возрасте 24 мес. средний вес одного животного достигал в первой группе 415, а во второй — 319 кг. Средний надой и содержание жира по первым трем лактациям, когда все коровы были переведены на кормление по нормам в соответствии с живым весом и продуктивностью, были следующими:

| Уровень кормления при выращивании | Удой за 36 недель лактации в переводе на 4%-ное молоко, кг | | Содержание жира, % | |
|-----------------------------------|--|--------|--------------------|--------|
| | высокий | низкий | высокий | низкий |
| Первая лактация | 3179 | 2918 | 3,74 | 3,57 |
| Вторая » | 3757 | 3492 | 3,77 | 3,67 |
| Третья » | 3518 | 3489 | 3,73 | 3,58 |

Разница между этими группами по величине надоя за первую лактацию неожиданно оказалась незначительной и в третью лактацию совершенно исчезла. Содержание молочного жира на протяжении всех трех лактаций было у группы с высоким уровнем кормления примерно на 0,2% выше. В серии опытов, проведенных позднее (Х а н с с о н, 1956), уровень кормления в различных группах начиная с месячного возраста на протяжении двух лет составлял 40, 60, 80, 100 и 120 или даже 140% от нормального уровня. Суточные привесы в возрасте от одного до 19 месяцев, а также молочная продуктивность по группам приведены в таблице 5.

Таблица 5

| | | | | | | |
|---|-----|------|------|------|------|------|
| Уровень кормления в % к норме | 40 | 60 | 80 | 100 | 120 | 140 |
| Число животных | 4 | 9 | 9 | 33 | 7 | 4 |
| Суточный привес на одну голову, г | 298 | 444 | 542 | 624 | 691 | 689 |
| Удой за 36 недель лактации в переводе на 4% молоко: | | | | | | |
| первая лактация (в среднем по 30 лактациям) | — | 3117 | 3145 | 3016 | 2866 | 2573 |
| все лактаций (по 56 лактациям) | — | 3328 | 3244 | 3119 | 2908 | 2635 |
| Содержание молочного жира, %: | | | | | | |
| первая лактация (по 30 лактациям) | — | 3,86 | 3,89 | 3,97 | 4,09 | 4,03 |
| все лактаций (по 56 лактациям) | — | 3,94 | 3,86 | 3,92 | 4,02 | 3,98 |

Все животные за несколько месяцев до первого отела переводились на нормальный уровень кормления. Этим можно, по-видимому, объяснить тот факт, что в этой серии опытов показатели по группе с низким уровнем кормления были лучшими, чем в двух других упомянутых здесь сериях. При повышении уровня кормления выше нормального в возрасте от одного до 25 месяцев в первую лактацию наблюдалось снижение продуктивности.

Подобный опыт на 7 парах однойцевых близнецов джерсейской породы провел С в е н с о н (1957). Один из близнецов каждой пары в период

с 4-месячного до 11-месячного возраста содержался на нормальном, а другой — на более интенсивном рационе. Разница в весе между группами составляла в 2-летнем возрасте в среднем 67 кг. Средний удой за первую лактацию составил у животных, выращенных на нормальном рационе, 1963 кг; у группы с усиленным рационом он был равен 1651 кг. Исследование вымени у 3 пар близнецов показало, что во второй группе развитию железистой ткани у телок препятствовало ожирение. Р э й д с сотр. (1957) выращивали 3 группы телок черно-пестрой породы по 30 голов в каждой при различном уровне кормления (65, 100 и 140% от нормального уровня).

Средняя продуктивность отдельных групп за первую и вторую лактацию составляла:

| Уровень кормления (по отношению к нормальному) | 65% | 100% | 140% |
|--|------|------|------|
| Средний живой вес после первого отела, кг | 394 | 476 | 544 |
| Средний удой на голову (первая лактация) | 4091 | 4169 | 4137 |
| Средний удой на голову (вторая лактация) | 4811 | 4752 | 4250 |

Все эти исследования показывают, что усиленное кормление телок отрицательно сказывается на их последующей продуктивной способности. Кроме того, это приводит к излишним расходам корма. Выращивание телок на более умеренном уровне кормления, чем тот, который до сих пор считался нормальным, вплоть до нескольких месяцев перед первым отелом положительно влияет на молочность и, по-видимому, способствует также повышению жизнеспособности (Ханссон, 1956; Хансен и Стеепсберг, 1950). К моменту отела корова должна находиться в относительно хороших кондициях, чтобы в последующую лактацию она могла дать удовлетворительный надой. Далее, многочисленные исследования показали, что хорошее кормление перед отелом повышает содержание жира в молоке, в особенности на первых стадиях лактации (Боньер, Ханссон и Скьервольд, 1948; Ханссон, 1956; Эпкок, 1953, и др.).

Влияние уровня кормления в период выращивания, а также стельности и лактации на молочность было показано в опыте с 15 парами однойцевых близнецов на опытной станции в Руакура (Новая Зеландия) (Эпкок, 1953). Всех близнецов разделили на 3 группы (А, В, В) по 10 голов в каждой. Группа А содержалась на высоком уровне кормления с широким использованием пастбища и получила подкормку концентратами; группа В содержалась на нормальном рационе с таким же использованием пастбища, как в первой группе, но без подкормки концентратами; группа В использовала пастбище ограниченное время (примерно 60% по сравнению с первыми двумя группами). Разница в продуктивности (кг молока в расчете на одну голову за 305 дней лактации), а также содержания молочного жира и казеина между группами была следующей:

| Группы | Разница в удое, кг | Разница в содержании жира, % | Разница в содержании казеина, % |
|--------|--------------------|------------------------------|---------------------------------|
| А и В | 614 | 0,11 | 0,07 |
| В и В | 322 | 0,11 | 0,03 |
| А и В | 936 | 0,22 | 0,10 |

Надой по группе В был на 17% ниже, чем у группы А, а у группы В на 9% ниже, чем у В. Разница в содержании молочного жира между группами А и В составляла около 0,2%, в то время как разница в содержании казеина — лишь 0,1%.

При изучении материалов контроля продуктивности одной и той же породы в определенной местности с небольшими различиями в условиях среды обычно выясняется, что около 25% общей изменчивости величины надои за период лактации (305 дней) обусловлены различиями в средних показателях по стаду (коровнику) (Иоганссон, 1947; Хофмейр, 1955). Многие исследования указывают на то, что в среднем не меньше 90% этой изменчивости определяются условиями окружающей среды (Робертсон и Мак-Артур, 1955; Хофмейр, 1955). В качестве примера укажем на опыт Хофмейра с красным датским молочным скотом (результаты опыта приведены на рисунке 93). Автор сравнивал продуктивность двух групп телок со средней продуктивностью по стаду, где выращивались эти телки. Одна группа телок (А) была доставлена в среднем за 7 недель до отела на одну из датских станций по проверке быков, где она содержалась в стандартизированных (хороших) условиях, в то время как у другой группы (Б) — полусестер телок первой группы — условия содержания не изменились, то есть они остались в том же стаде. Есть все основания предполагать, что эти обе группы телок были генетически равноценны. Телки, поступившие на станцию из высокопродуктивных стад, имели удои, лишь незначительно превышавшие удои телок из самых низкопродуктивных стад. Телки из стад со средней продукцией жира не меньше 160 кг имели примерно равные показатели. У всех животных, содержавшихся на контрольных станциях, отмечалось повышение продукции жира в среднем на 0,1 кг на каждый килограмм прибавки к среднему показателю по стаду. У их полусестер, оставшихся в стаде, соответствующая регрессия составила 0,714 кг молочного жира, то есть в 7 раз больше. Это свидетельствует о том, что условия окружающей среды в значительной степени определяют уровень продуктивности.

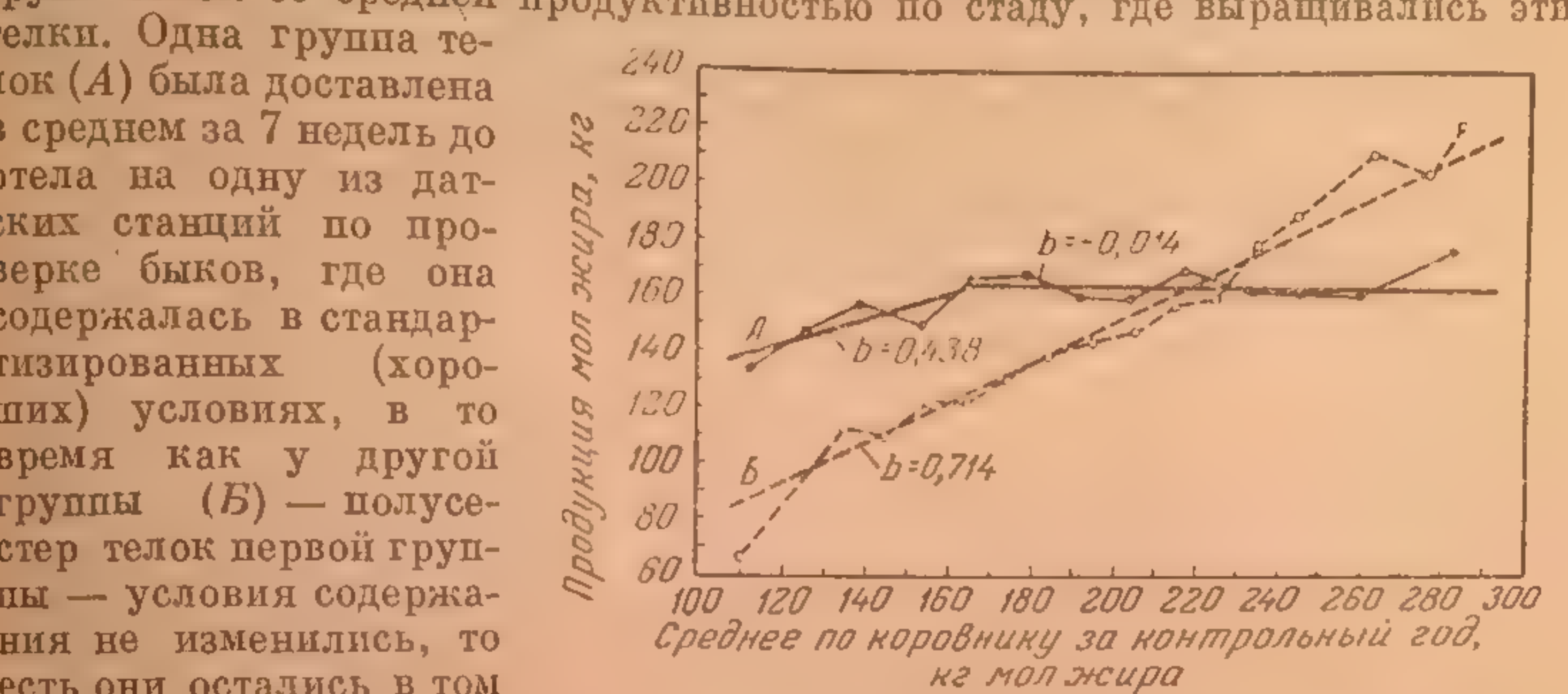


Рис. 93. Влияние среды коровника на продуктивность коров в первый период лактации (250 дней):

А — телки, которые показали свои результаты в стандартных (хороших) условиях на станции по проверке быков; Б — полусестры, которые продуцировали в стаде, где выросли они сами и телки А; b — коэффициент регрессии (по Хофмейру, 1955).

В остальном же можно предположить, что даже регрессия 0,1 у телок, содержавшихся на контрольной станции, не обусловлена генетически. То, что телки из низкопродуктивных стад имели относительно низкую продуктивность и на контрольных станциях, связано хотя бы частично, а может быть и полностью, с тем, что к моменту отела они были в худших кондициях, чем телки из высокопродуктивных стад. Так как трудно судить о том, какая часть изменчивости молочной продуктивности между стадами определяется наследственностью, то в генетических исследованиях на полевом материале обычно полностью исключают различия между стадами и довольствуются определением наследуемости внутри стад.

Состояние здоровья животных

Инфекционный аборт может привести к серьезным нарушениям процесса лактации и тем самым вызвать значительное снижение продуктивности. Нередко причиной изменчивости удоев являются воспаления вымени. Если

процесс протекает быстро, то показатели продуктивности довольно легко скорректировать, приняв суточный удой во время болезни за среднее арифметическое суточных удоев непосредственно перед заболеванием и после выздоровления.

При длительных заболеваниях показатели продуктивности обычно не учитываются.

Ошибки контроля

Контроль продуктивности неизбежно связан с определенными ошибками; на практике они возникают большей частью в результате того, что молоко взвешивается не после каждого доения, а только в определенные контрольные дни через определенные промежутки времени. Чем больше промежутки между контрольными днями, тем больше, естественно, и ошибки. Эта зависимость демонстрируется диаграммой (рис. 94) (Иоганссон, 1942).

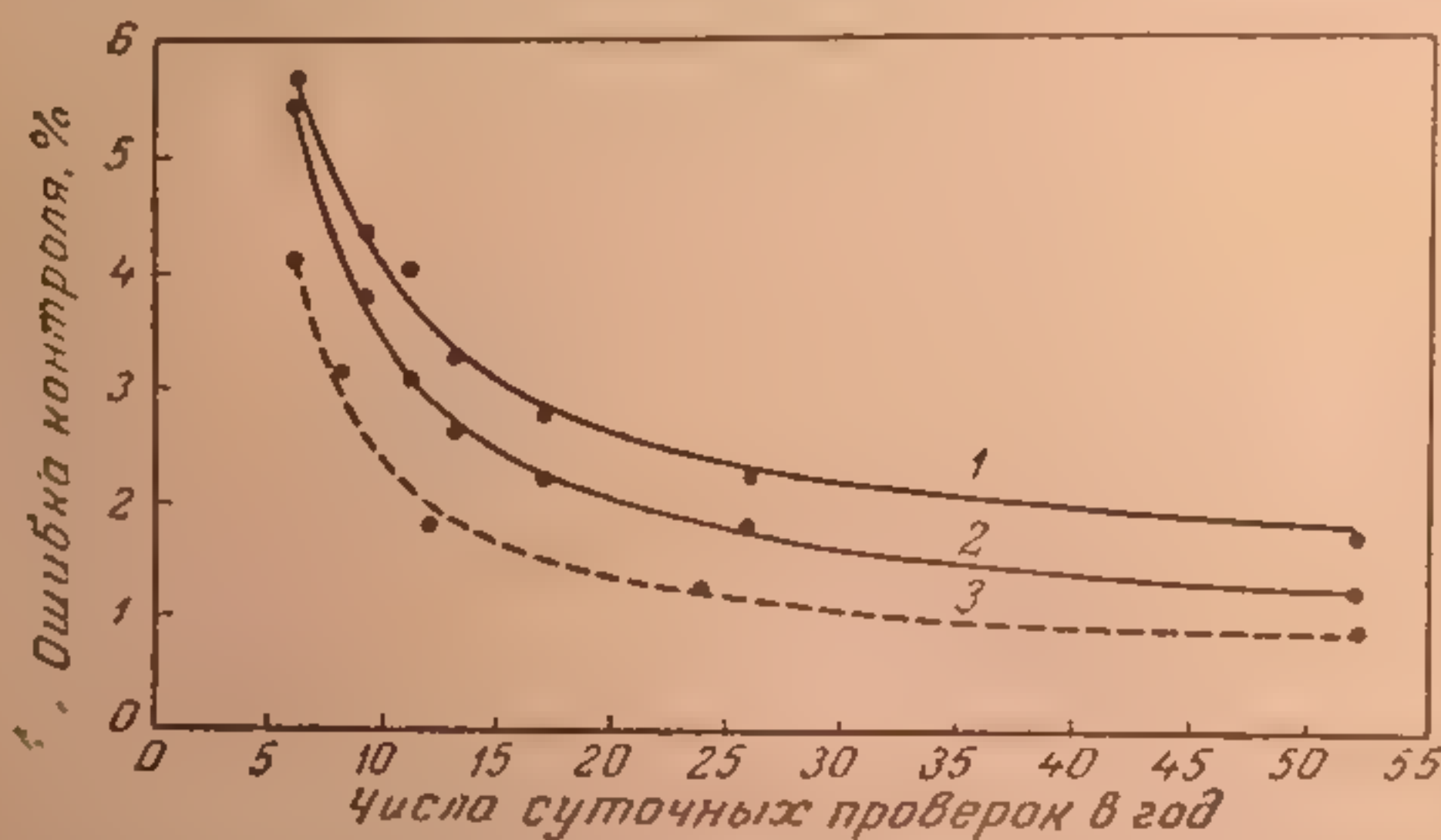


Рис. 94. Связь между ошибкой контроля (в процентах) и числом суточных проверок за год, которые смещены к середине лактационного периода. Кривые продукции жира (1) и удоев (2) при учете за контрольный год, а также кривая удоев за лактацию (3) (по Иоганссону, 1942).

При этом за «фактическую продуктивность» (W) принималось то количество молока, которое получают от коровы за весь лактационный период (при условии точного взвешивания после каждой дойки и определении содержания жира в каждом суточном надое). Тогда для каждой коровы ошибка контроля будет равна разнице между «фактической продуктивностью» и продуктивностью за лактацию (B), вычисленной по величине удоев в контрольные дни. Средняя ошибка контроля по исследуемой популяции вычисляется по формуле

$$\sigma_t = \sqrt{\frac{\sum (W - B)^2}{n - 1}},$$
 (где n — число лактаций) и выражается в процентах «фактической продуктивности».

В диаграмме в среднюю ошибку внесена поправка на систематические ошибки, которые могут возникать в том случае, если день контроля приходится не на середину контрольного периода. Если хотят указать пределы ошибок, в которых, как ожидают, распределяются 95% всех результатов контроля, то вычисленную таким образом ошибку контроля следует увеличить вдвое. При этом максимальные отклонения от «фактической продуктивности» составляют: при еженедельном (7-дневном) контроле $\pm 2,50\%$, при 2-недельном $\pm 3,40\%$, при 3-недельном $\pm 4,44\%$, при 4-недельном $\pm 5,42\%$, при 6-недельном $\pm 7,42\%$ и контроле за 60 дней $\pm 11,12\%$ «фактической продуктивности».

Следовательно, при относительно больших интервалах между контрольными днями ошибка контроля может быть довольно значительной. В данном исследовании изменчивость, вызванная случайной ошибкой контроля, составляла 1,5% общей изменчивости удоев за лактационный период (300 дней) внутри стад. Надо рассчитывать на то, что в практике ошибка контроля может быть еще большей, чем та, которая указана выше, так как данные контроля отличаются здесь меньшей точностью.

Введение поправок при расчете продуктивности с целью исключения изменчивости, обусловленной окружающей средой

Вопросы стандартизации удоев изучались большим числом исследователей. В свое время они были подробно изучены Сандерсом (1927) и Крюгером (1934). Сандерс предложил приводить удои за лактационный период к шестой лактации с интервалом между отелом и новой стельностью 85 дней, периодом сухостоя 40 дней и отелом в марте. Он рассчитал корректирующие факторы на эти факторы изменчивости для условий Англии. Крюгер провел подобные исследования в ФРГ и предложил метод пересчета удоев с учетом текущего интервала между отелами, периода сухостоя, возраста коров в период лактации, года и месяца, предыдущего интервала между отелами и периода сухостоя, а также единых для каждого стада условий окружающей среды. Он приходит к выводу, что пересчитанные показатели продуктивности с большей вероятностью отражают продуктивную способность животного, чем те, которые остались без изменений.

Сама по себе проблема поправок гораздо сложнее, чем это обычно предполагают. Многие факторы изменчивости, влияние которых стремятся исключить, коррелируют между собой, а влияния некоторых из них, например продолжительности сухостойного периода, нельзя исключать ни в коем случае вследствие генетических различий между особями. Иоганссон и Ханссон (1940) показали, что введением поправок на возраст и очередность отела, а также на продолжительность предыдущего и текущего интервалов между отелами удалось определенно снизить общую изменчивость продукции молочного жира за 300 дней лактации на 15,4%, а поправкой на месяц отела — еще на 2,8%. Те же авторы показали также, что такие поправки едва ли могут влиять на корреляцию между матерями и дочерьми, то есть, что надежность племенного отбора при этом не повышается.

В обычных условиях важнейшими факторами изменчивости являются различия в содержании стад, однако исключить эти различия путем введения поправок без одновременного исключения генетически обусловленных различий очень трудно. Размеры ошибки будут, как правило, значительно меньше, если учитывать не все, а только отдельные отклонения от общего среднего уровня по стаду и, следовательно, считать различия между средними показателями по стаду полностью обусловленными факторами окружающей среды. Если же коров подразделяют на группы по их абсолютной продуктивности и тем самым считают различия между стадами, обусловленными только генетическими причинами, размеры ошибки будут больше. Для исключения влияния этих различий в период между отелами можно вычислять средний показатель по нескольким следующим одна за другой лактациям или учитывать продуктивность только за первые 180 или 200 дней лактации. В последнем случае исключаются только влияния текущего периода между отелами. Поправки на возраст, как правило, необходимы, если требуется сравнить продуктивность коров разного возраста. Однако от них можно отказаться, если сравнивать только удои, полученные от этих коров в приблизительно одинаковом возрасте. Что касается поправок на сезон отела, то здесь рекомендуется осторожность; в некоторых случаях продуктивность, полученную после отела в неблагоприятных месяцах, лучше не учитывать вовсе, чем вносить сомнительные поправки. К тому же в неблагоприятный сезон телится лишь относительно немного коров.

Необходимость поправок бывает во многих случаях спорной и всегда связана с трудоемкими вычислениями. Большинство селекционеров-генетиков считают, что вносить поправки на удои следует только тогда, когда этим путем можно получить более надежную оценку генотипа животного, что далеко не всегда имеет место.

Генетически обусловленная изменчивость продуктивности

При исследованиях влияния наследственности на продукцию и состав молока используются следующие методы:

- а) скрещивание между породами, которые отличаются по удою или жирномолочности или по тому и другому;
- б) статистический анализ материала официального контроля продуктивности (полевой материал) или данных опытных станций;
- в) опыты с близнецами.

Межпородное скрещивание

Примерно в 1910 г. на опытных станциях в штатах Мэн и Висконсин и в стаде Bowlker herd, которое было в 1919 г. переведено на опытную станцию в штат Иллинойс, начались опыты по скрещиванию с целью изучить наследование молочности. В Мэне было получено только первое (F_1), а в Висконсине и Иллинойсе первое и второе (F_1 и F_2) поколения животных и,



Рис. 95. Наследование жирномолочности при скрещивании красной датской породы с джерсейской. Каждая точка обозначает одну особь. Средний показатель по популяции показан жирной вертикальной чертой (по Вридту, 1930).

мические показатели джерсейской и красной датской молочной породы, а также полученных от них помесей, хотя позднее материал был использован и для анализа закономерностей наследования. За последние десятилетия проведен ряд опытных скрещиваний в ФРГ (Шмидт, 1948) и на опытных станциях Министерства сельского хозяйства США (Форман и др., 1954), а некоторые опыты продолжают до сих пор (например, в Англии). Однако эти опыты ставились в первую очередь с целью проверить эффект гетерозиса у помесей и поэтому к данной теме не относятся.

Некоторые результаты опытов по скрещиванию, проводившихся в Иллинойсе и Висконсине, отражены в таблице 6, а данные, полученные Вридтом (1930), по содержанию жира в молоке в течение 3—6-го месяцев лактации, — на рисунке 95.

Если бы изменчивость удоев и содержания жира определялась относительно небольшим числом генов, то в F_2 следовало бы ожидать большего рассеивания, чем в F_1 . Однако до сих пор ни в одном из опытных скрещиваний этого не наблюдалось. На основе полученных результатов можно сделать два заключения.

кроме того, проводились некоторые обратные скрещивания с родительскими породами. В Bowlker herd скрещивали гернсейский и черно-пестрый скот (голштино-фризский), а в Висконсине главным образом черно-пестрый и абердин-ангусский. В Иллинойсе опыт был прекращен в 1931, а в Висконсине в 1933 г., так как стало ясно, что поставленную цель — выяснение закономерностей наследования признаков продуктивности в «менделевском смысле» — достичь путем таких скрещиваний нельзя (Робертсон, 1949).

Еще один опыт по скрещиванию был начат в 1904 г. в Дании с целью сравнить эконо-

Примерно в 1910 г. на опытных станциях в и в стаде Bowlker herd, которое было в 1919 г. перцию в штат Иллинойс, начались опыты по скрещиванию наследование молочности. В Мэне было получено Висконсине и Иллинойсе первое и второе (F_1 и F_2)

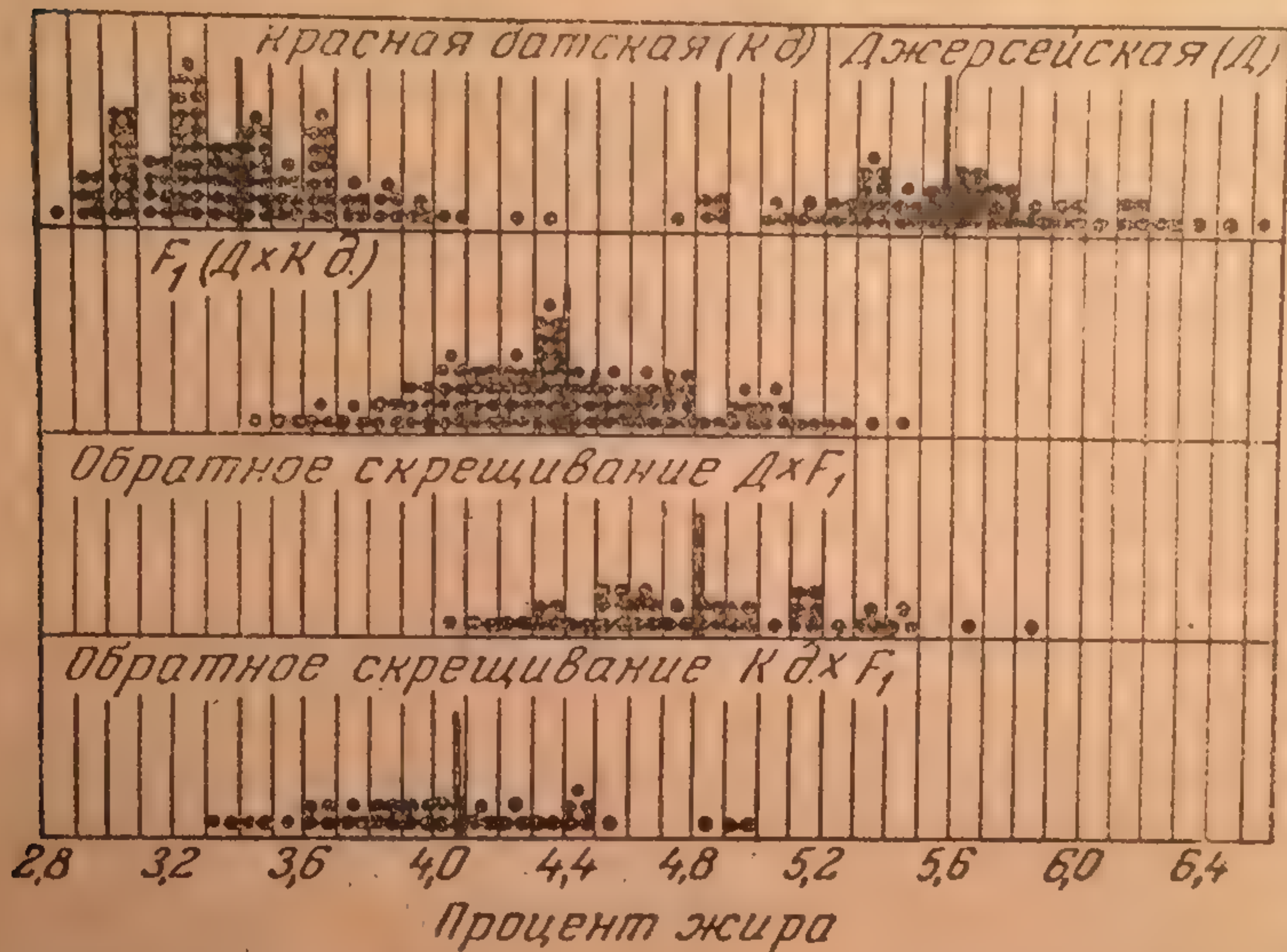


Рис. 95. Наследование жирномолочности при скрещивании красной датской породы с джерсейской. Каждая точка обозначает одну особь. Средний показатель по популяции показан жирной вертикальной чертой (по В р и д т у, 1930).

мические показатели джерсейской и красной датской также полученных от них помесей, хотя позднее использован и для анализа закономерностей наследования. В 1954 г. проведен ряд опытных скрещиваний в ФРГ (на опытных станциях Министерства сельского хозяйства и др., 1954), а некоторые опыты продолжаются и в Англии). Однако эти опыты ставились в первую очередь для проверки эффекта гетерозиса у помесей и поэтому к

кроме
которые
родители
Bowlker
сейской
(голландской)
Висконсин
но-песчаный
ский.
прекрасный
сине-белый
ясно, что
выяснение
следовало
тивности
ле» — д
щивание
с о н,
Еще

ванию
Данные

Результаты скрещиваний между различными породами

| | Удой, кг | | Молочный жир, % | | Протеин, % | | Лактоза, % | |
|--|-----------|---|-----------------|---|------------|---|------------|---|
| | \bar{x} | s | \bar{x} | s | \bar{x} | s | \bar{x} | s |

Штат Иллинойс (Япп, 1923 и позднее), первая лактация (305 дн.)

| | | | | | | | | |
|------------------------------|------|---|------|-------|------|-------|------|-------|
| Черно-пестрый скот | — | — | 3,44 | 0,305 | 3,10 | — | 4,92 | — |
| Гернсейский скот | — | — | 5,03 | 0,471 | 3,92 | — | 5,10 | — |
| F_1 (47 коров) | 3291 | — | 4,35 | 0,262 | 3,43 | 0,325 | 5,01 | 0,187 |
| F_2 (19 коров) | 3123 | — | 4,25 | 0,391 | 3,51 | 0,178 | 4,99 | 0,286 |

Штат Висконсин (Коул и Иоганссон, 1948), первая лактация (180 дн.)

| | | | | | | | | |
|----------------------------------|------|-----|------|-------|---|---|---|---|
| Черно-пестрый скот | 2520 | 287 | 3,51 | 0,212 | — | — | — | — |
| Абердин-ангусский скот | 1408 | 155 | 4,16 | 0,288 | — | — | — | — |
| F_1 (17 коров) | 1875 | 603 | 3,73 | 0,253 | — | — | — | — |
| F_2 (14 коров) | 1660 | 413 | 3,84 | 0,254 | — | — | — | — |

1. При скрещивании двух пород, между которыми имеются различия в удоях и составе молока (или только в составе молока), полученное от них в F_1 потомство в тех же условиях внешней среды занимает по отношению к родительским породам промежуточное положение.

2. Рассеивание в поколении F_2 практически такое же, как и в F_1 ; это указывает на то, что молочность и состав молока определяются многими генами.

Вридт (1930) полагал, что при обратном скрещивании с одной из родительских пород в потомстве будет получено расщепление, которое указывало бы на то, что изменчивость жирномолочности связана с гетерозиготностью в одном единственном локусе. Многие авторы, однако, доказали неправильность этого объяснения. Как отмечают Шроде и Лаш (1947), результат, полученный Вридтом, показывает, что жирномолочность определяется не менее чем 7—15 парами генов.

Статистический анализ полевого материала

Обычно все исследования, связанные с определением генетически обусловленной изменчивости удоев и содержания жира и проведенные на различном материале, базируются на регрессиях дочерей на матерей или на корреляции мать-дочь. В первую очередь, как уже упоминалось, исключают изменчивость между различными стадами и отклонения средних по стаду (коровнику), так как эта изменчивость в среднем оказалась для большей части материала обусловленной главным образом окружающей средой. Это обычно удается сделать путем вычисления регрессии или корреляции внутри групп дочерей на разных быков («внутри быков»). Тем самым исключается эффект случайной корреляции между генетическими особенностями материнских групп и соответствующих быков.

Некоторое представление о доле наследственности в изменчивости признаков можно получить путем вычисления корреляции между продуктивностью за различные лактационные периоды или контрольные годы для тех же коров (коэффициент корреляции «внутри коров» равен коэффициенту тех же коров (коэффициент корреляции «внутри коров» равен коэффициенту повторяемости). Многие исследования показали, что эта корреляция для следующих одна за другой лактаций (или контрольных лет) больше, чем для лактаций, разделенных более длительным промежутком времени (Иоганссон и Ханссон, 1940; Спкка, 1950, и др.). Поэтому для каждой коровы обычно вычисляется средний коэффициент корреляции по нескольким лактациям. В таблице 7 показано, как общая изменчивость продуктив-

ных признаков распределяется по различным источникам изменчивости. Материал охватывает 358 коров, которые имели по четыре лактации (первая — четвертая).

Таблица 7

Распределение изменчивости и коэффициентов повторяемости по удою и продукции жира, содержанию жира в молоке, а также по периоду между отелами, периоду сухостоя и постоянству лактации для шведского комолого скота (Иоганссон, 1947)

| | Процентное распределение общей изменчивости | | | | | Коэффициент повторимости внутри стада для одновозрастных коров |
|---|---|----------------|--------------|------------------|---------|--|
| | между стадами | внутри стада | | внутри коров | | |
| | | между коровами | внутри коров | между лактациями | остаток | |
| Удой (за 300 дней) | 17,4 | 23,0 | 59,6 | 29,5 | 40,1 | 0,49 |
| Продукция жира (за 300 дней) | 24,0 | 22,6 | 53,4 | 27,3 | 26,1 | 0,52 |
| Процент жира (за 300 дней) | 26,3 | 51,8 | 21,9 | 0,5 | 21,4 | 0,70 |
| Период между отелами | 8,2 | 9,4 | 82,4 | 0,2 | 82,2 | 0,10 |
| Сухостойный период | 3,0 | 28,3 | 68,7 | 0,1 | 68,6 | 0,28 |
| Индекс постоянства лактации $P_{2:1}$ | 14,4 | 28,0 | 57,6 | 0,1 | 57,5 | 0,32 |

Так как сюда не вошли низкопродуктивные стада, доля изменчивости «между стадами» оказалась относительно небольшой. Однако изменчивость молочности и жирномолочности, обусловленная возрастом, очень велика. Коэффициенты повторяемости внутри стад вычислены после исключения фактора возрастной изменчивости. Для продукции молока и жира за лактационный период коэффициент повторяемости составляет около 0,5, для процента жира в молоке — 0,7, для периода сухостоя и формы лактационной кривой (индекс постоянства лактации $P_{2:1}$, см. далее) — около 0,3 и для интервала между отелами — лишь 0,1. Уже на основании этих данных можно прийти к заключению, что содержание жира в молоке в значительно большей степени обусловлено генетически, чем количественная продукция молока и жира, и что влияние наследственности на продолжительность периода между отелами относительно невелико.

В связи с тем, что в опыт были включены коровы, у которых закончены четыре первые лактации, есть все основания предполагать, что здесь в известной мере имел место отбор по продуктивности, так как худшие животные выбраковываются обычно раньше. Это, естественно, способствует снижению коэффициента повторяемости. В материале, приведенном в таблице 5, этот отбор был, очевидно, незначителен. Так как названные источники ошибок здесь не обнаружались, можно сказать, что коэффициенты повторяемости представляют собой максимальное значение коэффициента наследуемости. Они охватывают не только аддитивную наследственность, но и эффект доминирования и взаимодействия между локусами, а также то влияние, которое можно назвать постоянным эффектом среды.

В таблице 8 даны результаты исследований повторяемости и наследуемости молочности и содержания жира в молоке, проведенных на различных породах крупного рогатого скота в разных странах на основе официальных данных контроля продуктивности (полевой материал). Коэффициенты наследуемости вычислялись, как правило, на основе регрессии дочерей на матерей «внутри быков» и в одном случае «внутри стад». Показатели повторяемости и наследуемости продукции молока и жира приблизительно одинаковы, поэтому и с той и с другой величиной можно оперировать на равных основа-

Таблица 8

Некоторые результаты исследований повторяемости и наследуемости молочности и жирномолочности

| Порода | Повторяемость | | | | Наследуемость | | | | Авторы |
|--|-----------------|---------------------------------|-------------------------------|-------------------------------|---------------|-----------------|---------------------------------|-------------------------------|--------------------------|
| | молоч- ность | общая продук- ция жира | содер- жание жира, % | число пар мать— дочь | лактация | молоч- ность | общая продук- ция жира | содер- жание жира, % | |
| Красно-пестрый скот (Швеция) | | | | | | | | | |
| 17 высокопродуктивных стад | | 0,43 | 0,64 | 2399 | I (300 дн.) | — | 0,39 | 0,68 | Ноганссон, 1953 |
| 12 низкопродуктивных стад . . | — | 0,41 | 0,59 | 1052 | I (300 дн.) | — | 0,32 | 0,54 | Ноганссон, 1953 |
| Комольный скот (Швеция) . . . | 0,49 | 0,52 | 0,70 | 229 | I (300 дн.) | — | 0,49 | 0,77 | Ноганссон, 1947 |
| 6 молочных пород Англии . . | 0,48 | — | 0,55 | 1306 | I (305 дн.) | 0,43 | — | 0,43 | Рендель с сотр., 1957 |
| Айрширская (Шотландия) . . . | 0,56 | — | — | 238 | 240 дн.* | 0,37** | — | — | Сикка, 1950 |
| » » | 0,46 | — | 0,69 | 903 | 180 дн. | 0,31 | — | 0,54 | Махадеван, 1951 |
| » (США) | — | — | — | 6888 | 305 дн.* | 0,31 | 0,28 | 0,55 | Тайлер, Хайатт, 1947 |
| Молочные породы (США) . . . | — | — | — | 2385 | 305 дн.* | — | 0,25 | 0,50 | Лэш и Шульц, 1936 |
| 3 молочные породы (США) . . | — | — | — | 2025 | 305 дн.* | 0,26 | 0,30 | — | Джонсон и др., 1957 |
| Джерсейская (США) | — | 0,41 | — | 3363 | 305 дн.* | — | 0,20 | — | Лигейтс и Лаш, 1954 |
| Фризский черно-пестрый скот (Голландия) | — | — | — | 9550 | I (305 дн.) | 0,35 | — | 0,76 | Фаттах Эль—Шими, 1957 |
| Голштино-фризский скот (США) | 0,41 | 0,36 | 0,61 | 270 | 305 дн.* | 0,36 | 0,29 | 0,54 | Лабен и Герман, 1950 |

* С поправкой на возраст.

** $h^2 = 2r$ (мать—дочь) «внутри стад», остальные «внутри быков».

ниях. Первый показатель составляет 0,4—0,5, второй — 0,25—0,40. Для содержания жира в молоке эти показатели несколько выше (0,50—0,75). Лишь в одном случае (Рендель и др., 1957) при вычислении наследуемости продукции молока и содержания жира были получены одинаковые значения.

Едва ли приходится удивляться тому, что величина коэффициентов повторяемости и наследуемости варьирует в различных исследованиях. Удивительно, что эти вариации не выходят за пределы тех, что указаны в таблице 6, в особенности если учесть, что исследуемые группы животных находились в различных условиях окружающей среды и методы вычисления продуктивности были также различными (см. табл. 8, графа 5).

Иоганссон (1955) нашел, что в условиях центральной полосы Швеции удои за первую лактацию является более надежной мерой продуктивной способности коров, чем удои за вторую или третью лактацию. Рендель с сотр. получили позднее те же результаты, о чем можно судить, сравнив следующие данные:

| | Коэффициент наследуемости (h^2) | |
|----------------------------------|-------------------------------------|-------------------------|
| | по Иоганссону (1955) | по Ренделю и др. (1957) |
| Первая лактация (продукция жира) | $0,33 \pm 0,06$ | $0,43 \pm 0,06$ |
| Вторая » » » | $0,10 \pm 0,05$ | $0,24 \pm 0,07$ |
| Третья » » » | $0,24 \pm 0,04$ | |

Многочисленные исследования показали (например, Сандерс, 1927; Иоганссон и Ханссон, 1940), что в течение второй лактации коровы особенно восприимчивы к изменениям продолжительности периода между отелами и периода сухостоя и этим, очевидно, объясняется относительно невысокая наследуемость продукции молока и жира по второй лактации. Граверт (1958) при статистической обработке данных о продуктивности черно-пестрого (шлезвиг-голландского) скота получил примерно одинаковые коэффициенты наследуемости, если он вычислял их, с одной стороны, по продуктивности первого контрольного года, а с другой — на основе среднего показателя продуктивности по первому и второму или первому и третьему контрольному году.

Мейсон и Робертсон (1956) при обработке датского материала нашли различия в наследуемости, вычисленной на основе изменчивости между группами дочерей различных быков (корреляция между полусестрами по отцу.) Эти различия зависели от того, находились ли дочери в высокопродуктивном или низкопродуктивном стаде. Позднее это было подтверждено Гравертом (1958). В обоих случаях наследуемость вычислялась по продуктивности за первую лактацию или первый контрольный год. Граверт изучал регрессию дочерей на их матерей («внутри быков»), пользуясь при этом относительными показателями продуктивности (в процентах к среднему удою сверстниц по стаду) вместо абсолютных. Он получил интересные результаты, которые мы приводим здесь.

Лигейтс (1957) изучал тот же вопрос на материале трех американских молочных пород. Он, правда, не нашел различий в наследуемости, связанных с уровнем продуктивности стада, однако вполне возможно, что некоторые из них все же существуют, в крайней мере в условиях Северо-Запада Германии. Данин и Швеции.

Вопросом изучения наследуемости удоев занимался также Иоганссон (1954). Он обработал материал по 174 группам дочерей от 3083 коров, которые во время первой лактации (250 дней) находились на датских станциях испытаний быков по потомству. В основу была положена изменчивость

| | Коэффициенты наследуемости (h^2) | |
|---|--------------------------------------|-----------------------|
| | по Мейсону и Робертсону (1956) | по Граверту (1958) |
| Низкопродуктивные стада | $0,05 \pm 0,04$ | $0,13 \pm 0,05$ |
| Стада средней продуктивности | $0,12 \pm 0,04$ | $0,21 \pm 0,06$ |
| Высокопродуктивные стада | $0,22 \pm 0,05$ | $0,30 \pm 0,07$ |
| Средний показатель для всех стад | $0,15 \pm 0,03$ | $0,22 \pm 0,03$ |

между группами дочерей, которые в том же году проверялись на этой станции. Вычисленные коэффициенты наследуемости — молочности (0,58), продукции жира (0,56) и жирномолочности (0,81) — значительно превышали те, которые были получены при исследовании полевого материала. Это отчасти объясняется, по-видимому, тем, что модификационные различия между группами не были исключены полностью.

Были установлены существенные различия в возрасте первого отела, интервале между отелом и наступлением последующей стельности, а также в упитанности во время отела. Это, разумеется, не может служить исчерпывающим объяснением таких явлений. Основная причина заключается, по-видимому, в том, что все коровы, содержащиеся на станции, были поставлены на индивидуальное кормление в соответствии с их потребностью, а проводившийся 4 раза в неделю учет продуктивности был более точным, чем при обычных условиях. Таким образом были созданы условия для того, чтобы каждое животное могло полностью проявить свою продуктивную способность, чего нельзя достичь в полевых условиях. Именно поэтому можно ожидать, что генетические различия между группами дочерей проявляются на контрольных станциях отчетливее, чем в обычных условиях.

Исследования близнецов

К р о н а х е р (1932) разработал метод диагностики однояйцевости близнецов крупного рогатого скота и показал, что примерно 10% всех двоен одного пола являются однояйцевыми (И о г а н с с о н, 1952). После этого Б о н ь е р (Виад, Швеция), а затем Х э н к о к с сотр. (опытная станция Руакура, Новая Зеландия) занялись экспериментальным изучением таких близнецов, для того чтобы выяснить долю наследственности и важнейших факторов окружающей среды в проявлении количественных признаков. Позднее такие исследования стали проводить на многих американских и европейских опытных станциях, где до настоящего времени получены лишь некоторые предварительные результаты. Коэффициенты наследуемости молочности и жирномолочности для трех групп близнецов приведены в таблице 9. При сравнении этих данных с данными таблицы 8 нужно иметь в виду следующее.

1. Вычисленные для однояйцевых близнецов «коэффициенты наследуемости» лучше всего сравнивать с коэффициентами повторяемости, приведенными в таблице 8. Они охватывают не только аддитивную наследственность, но и эффект доминирования и взаимодействия генов, который внутри пары одинаков, но между парами различен. Кроме того, сюда входит общий эффект взаимодействия между генотипом и окружающей средой. В принципе понятие «коэффициенты наследуемости» применяются по отношению к этим показателям неверно. Их следовало бы называть «коэффициентами корреляции внутри пар близнецов».

2. В связи с тем что развитие близнецов (однояйцевых или двуяйцевых) происходит одновременно, они находятся в более сходных условиях окружающей среды, чем матери и дочери или сестры. Различия внутри однояйцевых

близнецов, разумеется, полностью обусловлены влиянием окружающей среды. Во всяком случае, эти различия меньше тех (также обусловленных внешней средой), которые наблюдаются у произвольно выбранных из популяции особей. Поэтому и сходство внутри пар и различия между ними обычно преувеличены по сравнению с тем, что считается средним для всей популяции. К тому же изучение однояйцевых близнецов велось до сих пор на таком ограниченном числе животных, что их вряд ли можно считать типичными для целой популяции.

3. Что касается соответствия между кормлением и продуктивной способностью особи, а также точности контроля продуктивности, то материал по близнецам более сравним, пожалуй, с материалом датских станций по проверке быков.

Таблица 9

Корреляции внутри пар близнецов
(продуктивность за лактационный период)

| | Оба близнеца содержались в разных условиях окружающей среды. (На этот фактор введена поправка.) | | Близнецов содержали в одинаковых окружающих условиях (200 дн лактации), 10 пар Хэнкок (1953) |
|------------------------------|--|---|--|
| | 14 пар (256 дн. лактации), опытная станция Виад, Йоганссон и Клессон (1957) | 15 пар (305 дн. лактации), опытная станция Руакура, Хэнкок (1953) | |
| Удой | 0,75 | 0,90 | 0,86 |
| Продукция жира | — | 0,86 | 0,78 |
| Содержание жира | 0,90 | 0,95 | 0,96 |
| Содержание казеина | 0,94 | — | — |

Очевидно, коэффициенты наследуемости, вычисленные в опытах с близнецами, неприменимы к показателям, полученным при учете продуктивности в обычных условиях практики. Коэффициенты повторяемости здесь также значительно выше, чем данные по полевому материалу.

Кинг и Доналд (1955) опубликовали некоторые результаты серии опытов с парами однояйцевых и двуяйцевых близнецов, а также с парами сверстниц, полусестер по отцовской линии. Были обработаны данные о привесах до 19 месяцев; сводки о молочности и составе молока еще не опубликованы. Позднее опыт был расширен путем добавления еще двух сравниваемых групп, куда входили пары одновозрастных, но неродственных друг другу телок, с одной стороны, и пары «сестер от разных матерей», с другой стороны, причем последние были однояйцевыми близнецами. Эти исследования очень интересны с методологической точки зрения. Их следует считать первой серьезной попыткой выяснить по материалам изучения близнецов относительное значение аддитивной наследственности, различного рода взаимодействия генов, взаимодействия наследственности и окружающей среды, значение внутриутробной среды, включая анастомоз сосудов на плодной стадии развития, а также значение постнатальных внешних влияний на проявление признаков продуктивности при возможно более стандартизированных условиях окружающей среды. Методика подобных анализов была в свое время изложена Л е Р о е м (1957).

Наследуемость количественных признаков нельзя определять только на основе данных по однояйцевым близнецам, для этого необходимы также показатели по двуяйцевым близнецам и сравнительный произвольно отобранный из популяции материал. Конечно, отдельные вопросы, такие, как реакция животных на определенные влияния внешней среды или взаимодействие между генотипом и окружающей средой, лучше изучать на однояйцевых близнецах.

Среди животноводов широко распространено мнение, что отдельные быки с коровами определенных линий нередко дают лучшее потомство, чем

с коровами других линий, даже в том случае, если средняя продуктивность первых при сравнимых условиях окружающей среды приблизительно одинакова. Это обстоятельство объясняется тем, что наследственные качества одного быка лучше подходят для одной группы коров, чем для другой, и эффект взаимодействия будет более благоприятным. В англосаксонском животноводстве это называют сочетаемостью (picking). До сих пор не выяснено окончательно, следует ли придавать большое значение этому явлению в практике чистопородного разведения. То обстоятельство, что разница между коэффициентами повторяемости и наследуемости оказалась в полевом материале такой незначительной (табл. 8), говорит о том, что «сочетаемость» не играет такой большой роли¹. В межпородных скрещиваниях и скрещиваниях между инбредными линиями это положение может быть другим.

Вопрос о значении взаимодействия генотипа с окружающей средой остается открытым. Изменится ли существенным образом ранговое распределение коров в отношении уровня продуктивности, если их поставить в хорошие или плохие условия окружающей среды? Если да, то на племя нужно отбирать животных, наиболее приспособленных к данным условиям. Если же окружающая среда не оказывает такого существенного влияния на ранговое распределение, то в основу отбора кладется только продуктивность по сравнению со сверстницами по стаду без учета условий окружающей среды. Несомненно, при больших изменениях внешней среды (например, климата) изменится и индивидуальная продуктивность и уровень продуктивности внутри породы (см. том I, глава IX). В опытах с однойцовыми близнецами, проводившихся в одинаковых климатических условиях, но в разных условиях кормления, обнаружить достаточно четкий эффект взаимодействия генотипа и уровня кормления не удалось. Среди тех животных из пар однойцовых близнецов, которые выращивались на высоком уровне кормления, ранговое распределение по продуктивности было таким же, как у их сестер, выращенных на низком уровне кормления. (Боньер, Ханссон и Скьервольд, 1948; Ханкок, 1953).

Боньер и Ханссон (1948) отмечали, что для каждой коровы в любом возрасте существует известный предел («потолок») в отношении ее продуктивных возможностей. Это относится к количественным признакам, в том числе и к молочности.

Ни обильным кормлением, ни особым уходом перешагнуть через этот предел не удастся. Если представить себе, что этот «потолок» имеет не горизонтальную (перпендикулярную к стенам), а куполообразную поверхность, то с этим можно согласиться. Путем лучшей организации кормления (в количественном и качественном отношении) с учетом потребностей организма, а также улучшением различных факторов окружающей среды с целью укрепления здоровья животных можно увеличить продуктивность до максимума, превысить который уже нельзя. Однако при каждом повышении продуктивности, связанном с улучшением одного или нескольких факторов окружающей среды, можно ожидать постепенного его уменьшения и, наконец, полного прекращения, что и будет означать, что вершина куполообразного «потолка» достигнута. Речь идет здесь в первую очередь о степени отклонения кривизны куполообразного «потолка» от горизонтальной прямой линии. В пределах породы вариации продуктивности значительны, высота потолка неодинакова и, кроме того, использование продуктивной способности также различно, то есть действительная продуктивность расположена на различном расстоянии от потолка. Та продуктивность, которая учитывается при контроле и кладется в основу изучения наследственности, является проявлением роли и кладется в основу изучения наследственности, является проявлением продуктивной способности в данных условиях окружающей среды. С этой точки зрения вполне естественно, что в различных условиях среды получают различные коэффициенты наследуемости.

¹ В советской зоотехнической литературе имеется довольно много сообщений о серьезном значении явления сочетаемости племенных линий при обычном чистопородном разведении. — Прим. ред.

IV. Форма лактационной кривой

Лактационная кривая показывает распределение удоев в течение лактационного периода, то есть промежутка времени между отелом и началом сухостойного периода. Обычно суточный удой в первые недели после отела повышается и достигает определенного максимума; продуктивность особенно заметно снижается после 4 месяцев стельности (рис. 91). Общий удой за лактацию определяется максимальным суточным удоем и постоянством лактации; последний признак как раз и находит свое выражение в форме лактационной кривой. Из двух коров с одинаковым общим уровнем продуктивности предпочтение отдается той, которая отличается постоянством лактации, так как для полного проявления своей продуктивной способности ей требуется меньше дополнительного концентрированного корма, чем той, которая быстро достигает максимума продуктивности, а вслед за тем быстро становится сухостойной.

При изучении влияния различных факторов на распределение удоев в период лактации необходимо было найти определенное измерение для формы лактационной кривой. Было предложено и испытано много различных методов. Так, Гейнс (1927) применил потенциальную функцию $y = Ae^{-kt}$, где A означает продуктивность в первые месяцы после отела, а k — интенсивность падения удоев в течение каждого месяца (t) (e — основание натуральных логарифмов). Подобным методом пользовался Гуч (1935). Впоследствии выяснилось, что применявшиеся функции не отражают с достаточной точностью форму лактационной кривой; кроме того, вычисление k занимает очень много времени. То же можно сказать и об использовании уравнений высшей степени для лактационной кривой (Сикка, 1950).

Очень точным периодом пользовался для установления формы лактационной кривой Бруун (1928). В течение 12 месяцев после отела определялась среднемесячная продуктивность, а также квадратическое отклонение средних показателей по месяцам и вычислялся коэффициент вариации. Полученные показатели варьировали от 0 до 333.

Другие авторы использовали отношения удоев в течение различных отрезков лактационного периода. Людвиг и Петерсен (1943) предложили исключать первые 48 дней лактации, а остальные делить на 4 периода по 80 дней каждый: X_1 , X_2 , X_3 и X_4 . Затем отношения $\frac{X_2}{X_1}$, $\frac{X_3}{X_2}$ и $\frac{X_4}{X_3}$ умножали соответственно на коэффициент 4, 3 и 2, в связи с тем что каждое полученное частное характеризует постоянство лактации в неодинаковой степени. Сумму делили на 9. Иоганссон и Ханссон (1940) делили первые 300 дней лактации на три равных периода. Отношение между продуктивностью первого и второго 100-дневного периода, обозначенное $P_{2:1}$, было принято за меру постоянства лактации, так как на него не влияет время наступления стельности. На отношение же между продуктивностью первого и третьего периодов $P_{3:1}$ оно, напротив, оказывает влияние. Эти отношения нетрудно вычислить, хотя они не представляют собой такого точного выражения формы лактационной кривой, как коэффициент вариации Брууна. Сандерс (1930) и Махадеван (1951) пользовались другими отношениями. Махадеван вычислял индекс формы лактационной кривой по формуле $\frac{A-B}{B}$, где A и B — продуктивность за первые 70 и 180 дней лактации.

На форму лактационной кривой влияет большое число негенетических факторов, важнейшие из которых следующие.

1. Возраст коровы. После первого отела коровы имеют относительно невысокую начальную продуктивность, но постоянство лактации больше, чем в течение последующих лактаций. Это проявляется тем яснее, чем меньше возраст первого отела (рис. 96).

2. Влияние промежутка между отелами бывает значительным и сказывается в среднем через 6—7 месяцев после отела (рис. 96).

3. П е р и о д с у х о с т о я. При коротком периоде сухостоя начальные удои в последующую лактацию бывают невысокими, поэтому лактационная кривая носит более постоянный характер, чем после продолжительного сухостойного периода.

4. К о р м л е н и е во время стельности и лактации. В связи с сезонностью в поступлении кормов наблюдается определенная зависимость между месяцем отела и формой лактационной кривой.

Махадеван, изучая зависимость между тремя переменными величинами — общей продуктивностью (180 дней), постоянством лактации (индекс) и начальной продуктивностью (первые 70 дней), использовал данные третьей, четвертой и пятой лактаций одних и тех же коров и получил следующие коэффициенты корреляции:

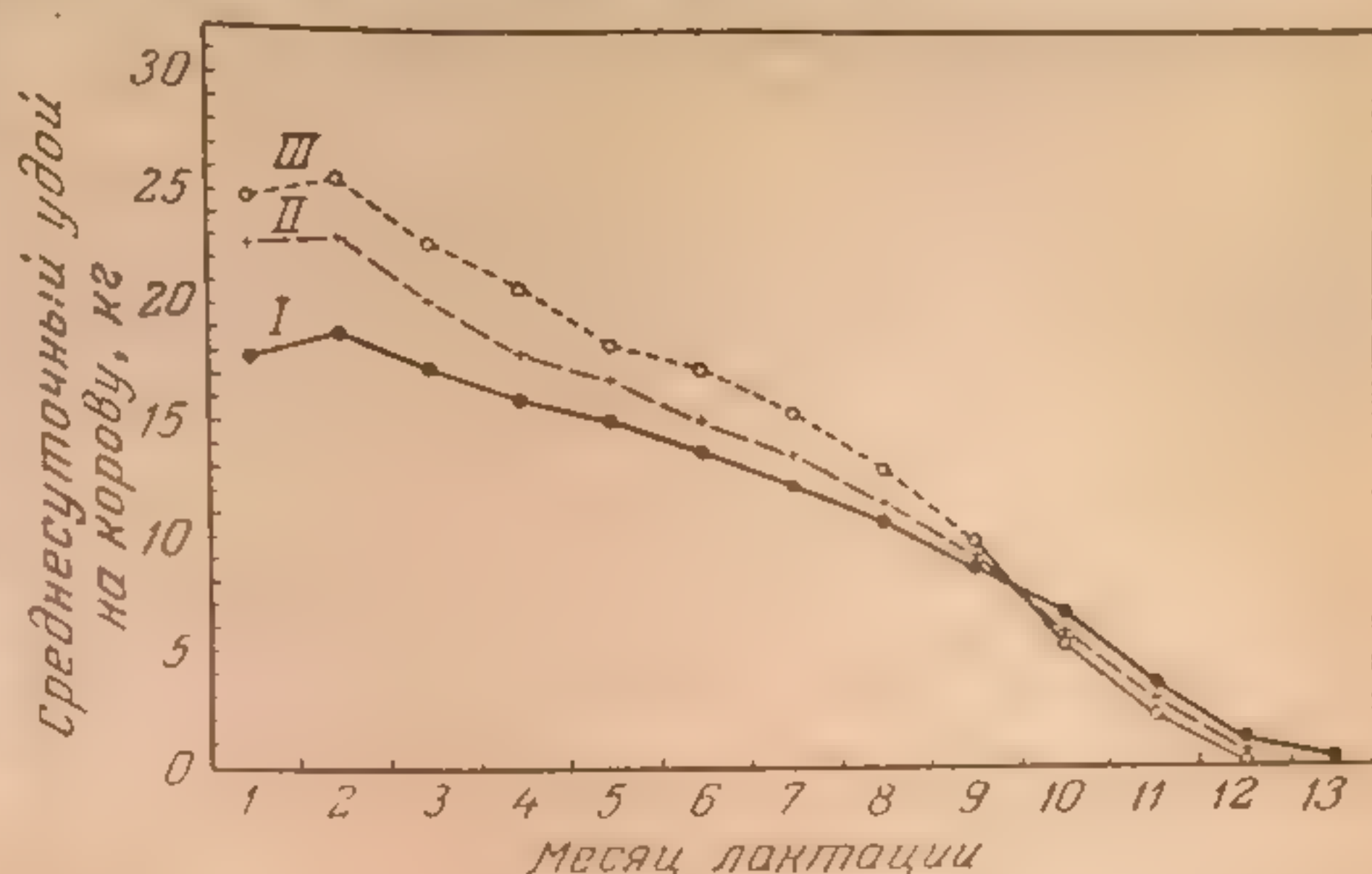


Рис. 96. Форма лактационной кривой в течение трех первых лактаций: среднее примерно по 100 коровам шведской черно-пестрой породы.

| | Постоянство лактации и начальная продуктивность | Постоянство лактации и общая продуктивность (180 дн.) | Начальная и общая продуктивность |
|-------------------------------------|---|---|----------------------------------|
| Между коровами «внутри стада» . . . | 0,233 | 0,533 | 0,946 |
| «Внутри коров» | 0,400 | 0,135 | 0,846 |

Таким образом у одной и той же коровы высокая начальная продуктивность обычно бывает связана с меньшим постоянством лактации. Это не относится к сравнению между различными коровами. Общая продуктивность значительно теснее коррелирует с начальной продуктивностью, нежели с постоянством лактации. К тем же результатам пришел Н о г а н с с о н (1958, не опубликовано), который применял в качестве меры постоянства лактации коэффициент вариации Б р у у н а. Максимальный удой за неделю соответствовал самой высокой точке на лактационной кривой, а общая продуктивность была вычислена по первым 250 дням лактации (исследовалось 115 коров-первотелок из одного стада). Коэффициент корреляции между максимальным удоем и общей продуктивностью составил 0,775, между постоянством лактации и общей продуктивностью — 0,365 и между максимальным удоем и постоянством лактации 0,171.

Коэффициент повторяемости (или наследуемости) для формы лактационной кривой зависит, конечно, от надежности индекса, применявшегося для выражения формы кривой. Махадеван получил на своем материале коэффициент повторяемости, равный 0,24, а коэффициент наследуемости — 0,10—0,15. Соответствующие показатели, по Н о г а н с с о н у и Х а н с с о н у, использовавших индекс $P_{2:1}$, составляли 0,23 и 0,20. Следовательно, форма лактационной кривой (то есть ее постоянство в течение лактационного периода) обусловлена генетически. Однако найти такой индекс постоянства лактации, который был бы и надежным и легко определяемым, очень трудно.

V. Ковариации между различными компонентами молока, а также между ними и величиной удоя

В таблице 10 даны показатели нормальной изменчивости качественного состава молока (среднее за лактацию 814 коров айрширской породы). Среднее и дисперсия взяты из работы Вейта с сотр. (1956), а также Робертсона и сотр. (1956).

Таблица 10

| | Среднее, % | Квадратическое отклонение, % | Коэффициент вариации, % |
|---------------------------------------|---------------|------------------------------------|-------------------------------|
| Жир | 4,0 | 0,35 | 8,8 |
| Белок | 3,3 | 0,19 | 5,7 |
| Казеин | 2,6 | 0,18 | 6,9 |
| Неказеиновый азот $\times 6,38$ | 0,7 | 0,09 | 12,9 |
| Лактоза | 4,6 | 0,17 | 3,7 |
| Зола | (0,9) | 0,05 | 5,6 |
| Обезжиренное сухое вещество | 8,8 | 0,27 | 3,1 |

Сильнее всего варьирует содержание жира (не считая «прочих белков», кроме казеина). Казеин и лактоза варьируют примерно вдвое слабее, чем жир. Содержание жира также в большей степени, чем другие компоненты

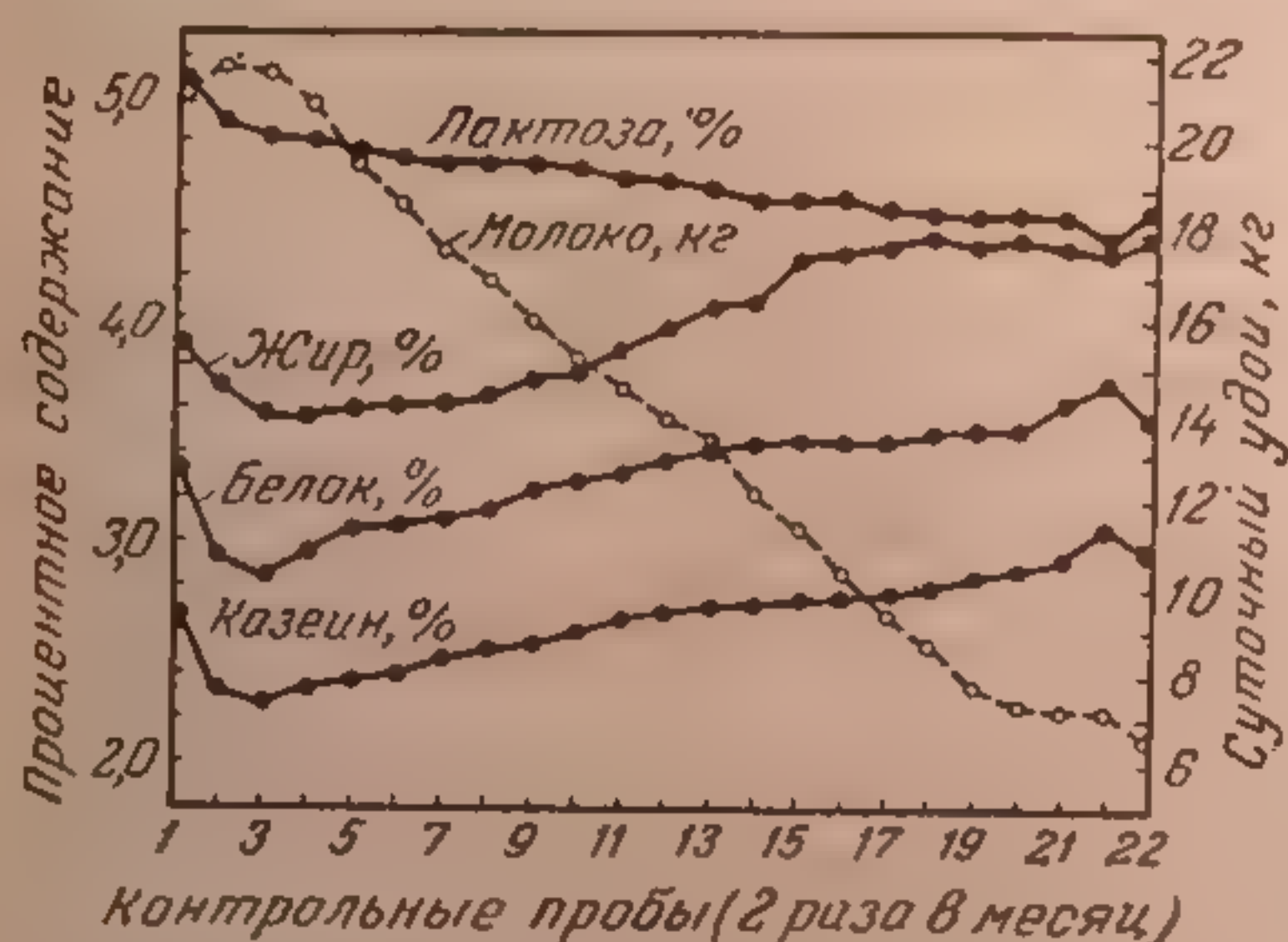


Рис. 97. Изменения в составе молока в течение лактационного периода (по Политнеку, 1957).

молока, изменяется от воздействия различных факторов (например, кормления), затем следует казеин. В то время как содержание лактозы отличается большей стабильностью. В условиях Юго-Восточной Шотландии минимальное содержание жира в молоке отмечалось в июне, а содержание казеина в то же время достигало максимума. В содержании жира, как и в содержании казеина и лактозы, с возрастом животного отмечается тенденция к снижению. Политнек (1957), изучив 648 полных лактаций фризского скота в Голландии, нашел, что факторы окружающей среды имеют тенденцию изменять содержание жира и белка

в одном и том же направлении; явной зависимости между возрастом коров и содержанием в молоке упомянутых компонентов он не сумел установить.

В большинстве различных исследований установлена тесная ковариация между содержанием жира и содержанием белка в течение лактационного периода (Ханссон и др., 1949; Робертсон и др., 1956; Политнек, 1957; Харринг, 1955). Оба эти компонента в максимальном суточном удое находятся в минимуме, с понижением удоев их содержание возрастает. Содержание лактозы обнаруживает тенденцию к снижению в течение всего лактационного периода (рис. 97). Пресслер (1937), изучая корреляцию между содержанием белка и жира в суточном удое на протяжении всей лактации («внутри коров»), нашел коэффициент корреляции равным 0,50 (в среднем для 14 нормальных коров). На том же материале коэффициент корреляции между средними показателями за лактацию — «между коровами» — составил 0,81.

Отчетливая ковариация проявляется между различными составными частями молока, прежде всего между содержанием жира и содержанием белка, даже в том случае если анализ основывается на совокупности средних показателей за период лактации (305 дней). Иоганссон и Клессон [43] проанализировали данные, опубликованные Гейнсом, Оверманом, а также Ханссоном с сотр. (табл. 11) и другими авторами. Данные Гейнса и Овермана получены на 73 коровах пяти различных пород (сельскохозяйственная опытная станция штата Иллинойс); взятые от каждой коровы на протяжении трех дней пробы молока подвергались химическому анализу. Пробы брали с интервалом в 5 недель в течение всего лактационного периода (305 дней). В опыте Ханссона пробы молока для химического анализа брали через 7 дней в течение одной недели.

Таблица 11

Корреляция между различными компонентами молока
(в среднем за лактацию)

| | Жир— протеин, % | Жир— лактоза, % | Протеин— лактоза, % | Лактоза— азота, % |
|---|-----------------------|-----------------------|---------------------------|-------------------------|
| Американские молочные породы | | | | |
| Общая корреляция (73 коровы) | 0,847 | 0,140 | 0,187 | 0,166 |
| Между породами | 0,996 | 0,255 | 0,305 | 0,722 |
| Внутри пород | 0,700 | 0,041 | 0,115 | —0,175 |
| Шотландские айрширы | | | | |
| 814 коров (Робертсон и др., 1956) | 0,394 | 0,135 | 0,045 | —0,316 |
| Фризский черно-пестрый скот | | | | |
| 729 коров (Политиек, 1957) | 0,53 | 0,16 | — | — |
| 36 пар однояйцевых близнецов (Ханссон) | | | | |
| Общая корреляция | 0,772 | —0,376 | —0,172 | — |
| Между опытами | 0,695 | —0,311 | —0,076 | — |
| Внутри опытов | 0,809 | —0,454 | —0,265 | — |

Несмотря на некоторую разницу в результатах, все они указывают на то, что самая тесная связь существует между содержанием жира и белка (или казеина). Однако коэффициент корреляции, вычисленный Робертсоном с сотр., оказался здесь необычно низким. Так, по данным Лонкана (1947), у западнофинского скота этот коэффициент равен 0,6. Если принять, что эта цифра обозначает среднюю величину корреляции между содержанием жира и белка, то из этого следует, что около 35% изменчивости содержания жира и белка определяется изменчивостью содержания жира (по Политиеку, 25—30%). Робертсон с сотр. (1956) нашли коэффициент генетической корреляции между содержанием жира и содержанием белка равным 0,48, между содержанием жира и содержанием лактозы — 0,37, а между содержанием белка и содержанием лактозы — 0,41. У Политиека (1957) коэффициент генетической корреляции между содержанием жира и белка составляет 0,48, а у Ханкока (1953) на материале близнецов — 0,67.

Вейт и др. (1956), Робертсон и др. и Политиек, определяя наследуемость содержания в молоке различных компонентов, получили следующие показатели.

| | Жир | Белок | Казеин | Лактоза | Зола | Обезжиренный сухой остаток |
|------------------------|------|-------|--------|---------|------|----------------------------|
| Робертсон и др. (1956) | 0,32 | 0,48 | 0,58 | 0,36 | 0,50 | 0,53 |
| Политиек (1957) | 0,70 | 0,75 | — | 0,70 | — | 0,70 |

Как Ханссон и др. (1948), так и Политиек (1957) пришли к заключению, что содержание жира и белка в молоке в значительной степени варьируют независимо друг от друга и что в связи с этим изменить соотношение между ними можно путем селекции. Однако Иоганссон и Клессон [43] отмечают, что «независимая вариация» белка относительно невелика и что поэтому возможности повысить содержание белка без одновременного повышения содержания жира довольно ограничены.

Зависимость между величиной удоя и содержанием жира изучали Иоганссон и Ханссон (1940) на 541 корове, начиная с третьей до пятой лактации. Корреляция между средними показателями удоя и процента жира (за лактацию) была у отдельных коров отрицательной и статистически достоверной ($r_z = -0,252$), но корреляция «внутри коров» была положительной, хотя и недостоверной ($r_i = 0,008$). Махадеван (1951) получил примерно такие же результаты для шотландских айрширов ($r_z = -0,190$; $r_i = 0,048$). Корреляция между особями, судя по всему, обусловлена главным образом генетически. Тайлер и Хайатт (1947) на основе данных по американским айрширам нашли коэффициент генетической корреляции между количеством молока и содержанием жира, равным $-0,20$; этот же коэффициент для голштино-фризской породы (76 пар мать — дочь) составляет по Джонсону и др. (1957) $-0,58$, а для джерсейской породы (70 пар мать — дочь) $-0,29$, в то время как Робертсон и сотр. (1956) указывают только $r = -0,01$ (500 пар мать — дочь). Общая корреляция между количеством молока и содержанием жира за период лактации выразилась у 15 пар однойичевых близнецов, по данным Хэнкока (1953), в $r = -0,28$, генетическая корреляция $r = -0,52$; корреляция, обусловленная внешними факторами, $r = 0,60$. Обе последние цифры кажутся несколько завышенными, и их нельзя считать общепринятыми. Однако они должны показывать, что те же факторы окружающей среды, которые проявляют тенденцию к повышению молочной продуктивности, в среднем действуют и в направлении повышения процента жира, в то время как при сравнении различных особей в пределах одной породы и в одинаковых условиях внешней среды отмечается, что повышение молочной продуктивности сопровождается некоторым снижением жирномолочности. В некоторых случаях это снижение столь незначительно, что едва ли может иметь какое-либо значение с точки зрения селекции. Коэффициент генетической корреляции между количеством молока и содержанием казеина в нем составил в опытах Хэнкока $r = -0,40$.

ЛИТЕРАТУРА

- Andreae U., Untersuchungen über die Melkbarkeit der Euterviertel, Diss. Göttingen, 1955.
 Baxter E. S., Clarke P. M., Dodd F. H. and Foot A. S., Factors affecting the rate of machine milking, *J. Dairy Res.*, 17, 117—127, 1950.
 Beck G. H., Fryer H. C. and Atkeson F. W., Variations in the response of dairy cows to a standard method of machine milking, *J. Dairy Sci.*, 34, 598—605, 1951.
 Bonnier G. and Hansson A., Identical twin genetics in cattle, *Heredity*, 11, 1—27, 1948.
 Bonnier G., Hansson A. and Skjervold H., Studies on monozygous cattle twins, *Acta Agric. Suecana*, III, 1—57, 1948.
 Brumby P., The milking characteristics of identical twin cattle, *Proc. of the New Zealand Soc. of Anim. Prod.*, XVI, 89—94, 1957.

- Bruun E., Lypsykauden maidontuotantokäyrään vaikuttavista tekijöistä. 121 S. Helsinki, 1928.
- Butz H. and Schmalstieg R., Milchmangel als Folge einer Hypoplasie des Drüsenparenchyms mit formaler und kausaler Genese, *Z. Tierz. u. Zücht. biol.*, 67, 1—52, 1956.
- Claesson O. and Hansson A., Mjölkningsintervallens inflytande på mjölkens mängd och sammansättning. Jord. Gröda, *Djur. Sv. Jordbruksforskning Arsbok*, 1956, 178—189, 1956.
- Cole L. J. and Johansson I., Inheritance in crosses of jersey and Holstein-Friesian with Aberdeen-Angus cattle. III. Growth and body type, milk yield and butterfat percentage, *The Amer. Naturalist*, 82, 265—280, 1948.
- Dodd F. H., Normal variations in the rate of machine milking, *J. Dairy Res.*, 20, 301—318, 1953.
- Dodd F. H., Foot A. S., Henriques E. and Neave F. K., The effect of subjecting dairy cows, for a complete lactation, to a rigid control of the duration of milking, *J. Dairy Res.*, 17 (Nr. 2), 1950.
- Dodd F. H. and Neave F. K., Machine milking rate and mastitis, *J. Dairy Res.*, 18, 240—245, 1951.
- Dodd F. H. and Foot A. S., The importance of machine milking rate in dairy cow management and breeding, *J. Dairy Res.*, 20, 138—145, 1953.
- Fattah El-Shimy S. A., The heritability of milk yield and fat percentage in the Friesian cattle in the province of Friesland, *Z. f. Tierz. u. Zucht. biol.*, 69, 321—350, 1957.
- Flux D. S., Note on variations in the udders of monozygotic cattle twins, *New Zealand J. Sci. and Techn. Ser. A*, 36, 287, 1954.
- Fohrman M. H., McDovell R. E., Matthews C. A. and Hilder R. A., A crossbreeding experiment with dairy cattle, *Techn. Bull.*, 1074, 1—27, 1954.
- Foot A. S., The rate of milking by machine, *J. Dairy Res.*, 6, 313—319, 1935.
- Gaines W. L., Persistency of lactation in dairy cows, *Illinois Agr. Exp. Sta. Bull.* 288, 355—424, 1927.
- Gaines W. L., The energy basis of measuring milk yield in dairy cows, *Illinois Agr. Exp. Sta. Bull.* 308, 403—438, 1928.
- Gooch M., An analysis of the time change in milk production in individual lactations, *J. Agr. Sci.*, 25, 71—100, 1935.
- Gravert H. O., Untersuchungen über die Heritabilität der Butterfettleistung, *Z. f. Tierz. u. Zücht. biol.* 1958.
- Hancock J., Studies in monozygotic cattle twins. VII. The relative importance of inheritance and environment in the production of dairy cattle, *New Zealand J. Sci. and Techn. Sec. A*, 35, 67—92, 1953.
- Hancock J., Studies in monozygotic cattle twins. VIII. Performance of identical twins when uniformly treated after having been subjected to different treatments in the previous lactation, *New Zealand J. Sci. and Techn. Sec. A*, 35, 93—96, 1953.
- Hansen K. and Steensberg V., Forskelligt opdraettede køers holdbarhed og ydelse, 246 *Beretn. Forsøgslab.* (Kopenhagen), 1950.
- Hansson A., Influence of rearing intensity on body development and milk production, *Proc. of the Brit. Soc. of Anim. Prod.* 51—66, 1956.
- Hansson A., Skjervold H. and Carli B., Den daliga variationen i mjölkens sammansättning, *Kungl. Lantbruksakad. Tidskr.* 88, 287—294, 1949.
- Haring F., Vererbung wichtiger Milchbestandteile, *Züchtungskunde*, 27, 270—289, 1955.
- Heizer E. E., An inherited udder abnormality in cattle, *J. of Heredity*, 23, 111—114, 1932.
- Hofmeyr J., A study of Danish and Swedish progeny testing methods for dairy bulls, *Kungl. Lantbrukshöskolans Annaler*, 22, 425—488, 1955.
- Höfliger H., Drüsenaplasie und-hypoplasie in Eutervierteln des Rindes — eine erblich bedingte Entwicklungsanomalie, *Schweizer Archiv f. Tierheilkunde*, 94, 824—832, 1952.
- Johansson I., The sex ratio and multiple births in cattle, *Z. Zücht.: B Tierzücht. u. Zücht. biol.*, 24, 165—328, 1932.
- Johansson I., Untersuchungen über die Methodik der Milchleistungskontrolle, *Z. f. Tierzücht. u. Zücht. biol.*, 51, 229—278, 1942.
- Johansson I., Studier över avkastningsvariationen inom svensk kullig boskap, *Kungl. Lantbruksakad. Tidskr.*, 86, 97—140, 1947.
- Johansson I., The manifestation and heritability of quantitative characters in dairy cattle under different environmental conditions, *Acta Genet. et Stat. Medica*, 4, 221—231, 1953.
- Johansson I., An analysis of data from the Danish bull progeny testing stations, *Z. f. Tierz. u. Zücht. biol.*, 63, 105—126, 1954.
- Johansson I., The first lactation yield as a basis for selection as compared with the second and third lactations, *Proc. of the Brit. Soc. of Anim. Prod.*, 102—108, 1955.
- Johansson I., Untersuchungen über die Variation in der Euter-und Strichform der Kühe, *Z. f. Tierz. u. Zücht. biol.*, 70, 233—270, 1957.
- Johansson I. and Hansson A., Causes of variation in milk and butterfat yield of dairy cows, *Kungl. Lantbruksakad. Tidskr.* 61½, 1—27, 1940.
- Johansson I. and Korkman N., Heritability of the udder proportions in dairy cows, *Hereditas*, 38, 131—151, 1952.
- Johnson E. E., Fused teats. A hereditary defect in beef cattle, *J. Heredity*, 36, 317—320, 1945.

- Johnson K. R., Everson D. O. and Taylor W. R., The importance of heredity and environment in causing variation in DHIA records in Idaho, *Western Div. Amer. Dairy Sci. Ass.*, 37, 1957.
- King J. W. B. and Donald H. P., A study of variation in twin cattle. III. Growth, *J. Dairy Res.*, 22, 1—9, 1955.
- Korkman N., Om faktorer som påverka juvrets tömning hos mjölkkor, *Kungl. Lantbruksakad. Todskr.*, 2—3, 161—186, 1948.
- Kronacher C., Zwillingsforschung beim Rind., *Z. f. Züchtung B.*, 25, 327—414, 1932.
- Krüger L., Beiträge zur theoretischen Erbanalyse und praktischen Zuchtwahl nach «physiologischen» Eigenschaften, untersucht an der Milchleistung, *Arb. d. deutschen Gesellschaft f. Züchtungskunde*, 64, 1934.
- Laben R. C. and Herman H. A., A study of genetic factors affecting milk production in a selected Holstein-Friesian herd, *Res. Bull. Mo. Agric. Sta.* 459, 1950.
- Legates J. E., Heritability of fat yields in herds with different production levels, *J. Dairy Sci.*, 40, 1951.
- Legates J. E. und Lush J. L., A selection index for fat production in dairy cattle utilizing the fat yields of the cow and her close relatives, *J. Dairy Sci.*, 37, 744—753, 1954.
- Le Roy H. L., Methodisches zur Bestimmung der Erbllichkeit von Merkmalen bei Zwillingsuntersuchungen, *Z. Menschl. Vererb.-u. Konstitutionslehre*, 34, 145—170, 1957.
- Liebenberg und Jannermann, Über die züchterische Beeinflussung von Euterform und -grösse, *Tierzucht*, 11, 45—47, 1957.
- Lonka T., Can the relation between fat and protein in milk be changed by selective breeding, *Maataloustieteellinen Aikakauskirja*, 19, 8—21, 1947.
- Ludvick T. M. and Petersen W. E., A measure of persistency of lactation in dairy cattle, *J. Dairy Sci.*, 26, 439—445, 1943.
- Lush J. L. and Schultz E. N., Heritability of butterfat percentage and butterfat production in the data with which sires have been proven in Iowa, *J. Dairy Sci.*, 19, 429—430, 1936.
- Lush J. L. and Shrode R. R., Changes in milk production with age and milking frequency, *J. Dairy Sci.*, 33, 338—357, 1950.
- Magnusson H., Fall av ärftlig hypermastia hos ko, *Sv. Vet. tidskr.*, 11, 309—311, 1934.
- Mahadevan P., The effect of environment and heredity on lactation. I. Milk yield, *J. Agr. Sci.*, 41, 80—88, 1951.
- Mahadevan P., The effect of environment and heredity on lactation. II. Persistency of lactation, *J. Agr. Sci.*, 41, 89—93, 1951, III. Butterfat percentage, *J. Agr. Sci.*, 41, 94—97, 1954.
- Marsden A. W., Some aspects of recent dairy research and development, *J. Brit. Dairy Farmers Ass.*, 61, 28—36, 1957.
- Mason I. L. and Robertson A., The progeny testing of dairy bulls at different levels of production, *J. Agr. Sci.*, 47, 367—375, 1956.
- Mason I. L., Robertson A. and Gjølstad B., The genetic connexion between body size, milk production and efficiency in dairy cattle, *J. Dairy Res.*, 24, 135—143, 1957.
- Matthews C. A., Swett W. W. and Fohrman M. H., Weight and capacity of the dairy cow udder in relation to producing ability, age and stage of lactation, *Techn. Bull.*, 989, 1949.
- Matthews C. A., Swett W. W. and Fohrman M. H., Weights and capacities of udders from dairy heifers of different ages, *Techn. Bull.*, 993, 1949.
- McEwen A. D. and Cooper M. E., Bovine Mastitis, *Veterinary Record*, 59, 655—664, 1947.
- McMeekan C. P. and Brumby P. J., Milk production and interval between milking, *Nature*, 178, 799, 1956.
- Meigs E. B., Burkey L. A., Sanders G. P., Morrison R. and Converse H. T., The relationship of machine milking to the incidence and severity of mastitis, *U. S. Dept. Agr. Techn. Bull.*, 992, 1949.
- Mochrie R. D., Hale H. H., Eaton H. D., Johnson R. E. and Plastridge W. N., A further study of effects of vacuum level and milking duration on udder health and milk production, *J. Dairy Sci.*, 36, 1223—1232, 1953.
- Nachtsheim H., Untersuchungen über Variation und Vererbung des Gesäuges beim Schwein, *I. Z. f. Tierz. u. Zücht. biol.*, 2, 113—161, 1925.
- Nordby J. E., Congenital defects in the mammae of swin, *J. Heredity*, 25, 498—502, 1934.
- Patow C. v., Milchvererbung beim Rind, *Z. f. Tierz. u. Zücht. biol.*, 6, 297—354, 529—599, 1926.
- Patow C. v., Weitere Studien über die Vererbung der Milchleistung beim Rinde, *Z. Züchtung B.*, 17, 3—159, 1930.
- Petersen W. E., The action of the mechanical milker in relation to completeness of milking and udder injury, *J. Dairy Sci.*, 27, 433—440, 1944.
- Politiek R. D., De invloed van erfelijkheid en milieu op de samenstelling van de melk bij Friese koeien en de praktische mogelijkheid van selectie op het eiwitgehalte, Drachten, 1957.
- Pressler H., Untersuchungen über die Beziehungen zwischen Fett-und Eiweiss in der Milch schwarzbunter Tieflandrinder. Diss. Bonn, 1937.

- Rae A. L., The genetics of the sheep. *Advances in Genetics* VIII, 189—265, 1956.
- Reid J. T., Loosli J. K., Turk K. L., Asdell S. A. and Smith S. E., Progress report on a study of the effect of plane of early nutrition upon reproductive and productive performance of Holstein cattle, *J. Dairy Sci.*, 40, 610—611, 1957.
- Rendel J. M., Robertson A. and Asker A. A., The inheritance of milk production characteristics, *J. Agr. Sci.*, 48, 426—432, 1957.
- Robertson A., Crossbreeding experiments with dairy cattle, *Anim. Breed. Abstr.*, 17, 201—208, 1949.
- Robertson A. and McArthur A. T. G., Genetic differences between bullbreeding herds, *Proc. Brit. Soc. Anim. Prod.*, 94—101, 1955.
- Robertson A., Waite R. and White J. C. D., Variations in the chemical composition of milk with particular reference to the solids-notfat. II. The effect of heredity, *J. of Dairy Res.*, 23, 82—91, 1956.
- Sanders H. G., The variation in milk yields caused by season of the year, service, age and dry period, and their elimination, *J. Agr. Sci.*, 17, 339—379, 502—523; 18, 46—47, 209—251, 1927.
- Sanders H. G., The analysis of the lactation curve into maximum yield and persistency, *J. Agr. Sci.*, 20, 145—185, 1930.
- Schmalstieg R., Das Milchergabevermögen (Melkgeschwindigkeit) im Töchter-Mütter-Vergleich, *Z. Fortpflanzung, Zuchtthygiene u. Haustierbesamung*, 5, 73—78, 1955.
- Schmidt J., Schwarzbunte Niederungskühe und Jersey-Bullen, Kreuzungsversuche und ihre Auswertung, *Züchtungskunde*, 20, 29—39, 1948.
- Schmidt J. und Kliesch J., Untersuchungen und Beobachtungen an eineiligen Rinderzwillingen. *Kühn Archiv*, 49, 65—78, 1938.
- Shrode R. R. and Lush J. L., The genetics of cattle. *Advances in Genetics*, I, 210—261, 1947.
- Sikka L. C., A study of lactation as affected by heredity and environment, *J. Dairy Res.*, 17, 231—252, 1950.
- Steensberg V. and Eskedal W., Prestationsförsök med mjölkkor av röd dansk mjölkkras, *Sv. Jordbruksforskning. Arsbok*, 1950.
- Stewart W. E., Schultz L. H. and Coker S. P., Studies on the rate of machine milking of dairy cows. I. Normal variations, *J. Dairy Sci.*, 40, 258—263, 1957.
- Swanson E. W., The effect of fattening dairy heifers upon their growth and lactation, *J. Dairy Sci.*, 40, 611, 1957.
- Tuff P., Aktuelle spørsmål i husdjursavlén. *Lantbruksuka* 1950, 84—101, Oslo, 1950.
- Tylor W. J. and Hyatt G., The heritability of milk and butterfat production and percentage of butterfat in Ayrshire cattle, *J. Anim. Sci.*, 6, 479—480, 1947.
- Venge O., Genetic differences in feed utilization in dairy cattle, *Z. f. Tierz. u. Zücht. biol.*, 67, 147—158, 1956.
- Waite R., White J. C. D. and Robertson A., Variations in the chemical composition of milk with particular reference to the solids-not-fat. I. The effect of stage of lactation, season of year and age of cow, *J. Dairy Res.*, 23, 65—81, 1956.
- Whittleston W. G. and Phillips D. S. M., Automatic apparatus for drawing the milkejection curves of dairy cows under controlled milking conditions, *J. of Dairy Res.*, 20, 319—326, 1953.
- Wilson J., The separate inheritance of quantity and quality in cows milk, *Sci. Proc. R. Dublin Soc.*, 12, 470—479, 1910.
- Wilson J., A theory of the mode of inheritance of milk yield in cattle, *J. Dep. Lands and Agric. (Dublin)* 25, 10, 1925.
- Winzenried H. U., Die Erblichkeit der Euterform und ihre Bedeutung für die Zuchtwahl, *Schw. Arch. f. Tierheilkunde*, 96, 649—659, 1955.
- Witt M., Ausfall einer Melkzeit bei Kühen, *Züchtungskunde*, 26, 285—297, 1955.
- Wriedt C., The inheritance of butterfat percentage in crosses of Jerseys with Red Danes, *J. Genetic.*, 22, 45—63, 1930.
- Yapp W. W., The inheritance of percent fat content and other constituents of milk in dairy cattle, *Proc. Scot. Cattle Breed. Conf.* 328, 1923.

ГЛАВА ДЕСЯТАЯ

Тип телосложения, мясная продуктивность и убойные качества домашних животных

Проф. д-р Ф. Х а р и н

*Институт животноводства и молочного хозяйства
Геттингенского университета*

Все субъективные методы оценки формы тела, все попытки выразить через объективные промеры особенности телосложения отдельных животных имеют смысл только в том случае, если между типом телосложения и физиологическими возможностями продуктивности существует известная взаимосвязь. Для того чтобы дать наиболее полное представление о наследовании этого комплекса продуктивности (тип телосложения — мясная продуктивность — убойные качества), мы рассмотрим вначале наследование каждого из этих признаков в отдельности.

I. Телосложение

При оценке телосложения надо уметь отличать общий внешний облик животного (называемый также общим типом) от пропорций телосложения и других особенностей экстерьера (скелет, мускулатура и т. д.).

Оценка общего внешнего вида — типа животных с давних пор является предметом постоянных дискуссий между животноводами. При оценке «типа» молочная и мясная продуктивность или мясная продуктивность и конституция могут, с одной стороны, выступать в качестве противоположных факторов, с другой стороны, способность к образованию мяса и отложению жира можно рассматривать с точки зрения различных направлений обмена веществ. Под типом животного подразумевают его общий внешний облик, по которому определяют физиологическую реактивную способность и темперамент и, следовательно, направление использования. Бонитер в первую очередь интуитивно определяет тип животного и оценивает его в баллах. Стопекер и Лаш (1942) не нашли у свиньи высокой наследуемости балльной оценки ($h^2 \doteq 0,2$). Несмотря на это, оценка типа, особенно у крупного рогатого скота, наиболее полно отражает направление обмена веществ, если взять два крайних его выражения — молочный и мясной типы (рис. 98 и 99).

Клатт (1956) посвятил особенно много времени изучению наследования типа (формы роста) при скрещивании контрастных пород собак. Формы роста борзой и бульдога свидетельствуют о различном распределении общей массы тела при одинаковых размерах (ср. том. I, глава I). Скрещивание этих двух крайних типов привело к необходимости дифференцировать влияния двух основных факторов — величины и формы роста, обусловленных наследственными различиями.

В этой связи представляют интерес опыты по скрещиванию различных пород овец, проводимые Мак-Кензи и Маршаллом (меринос ×

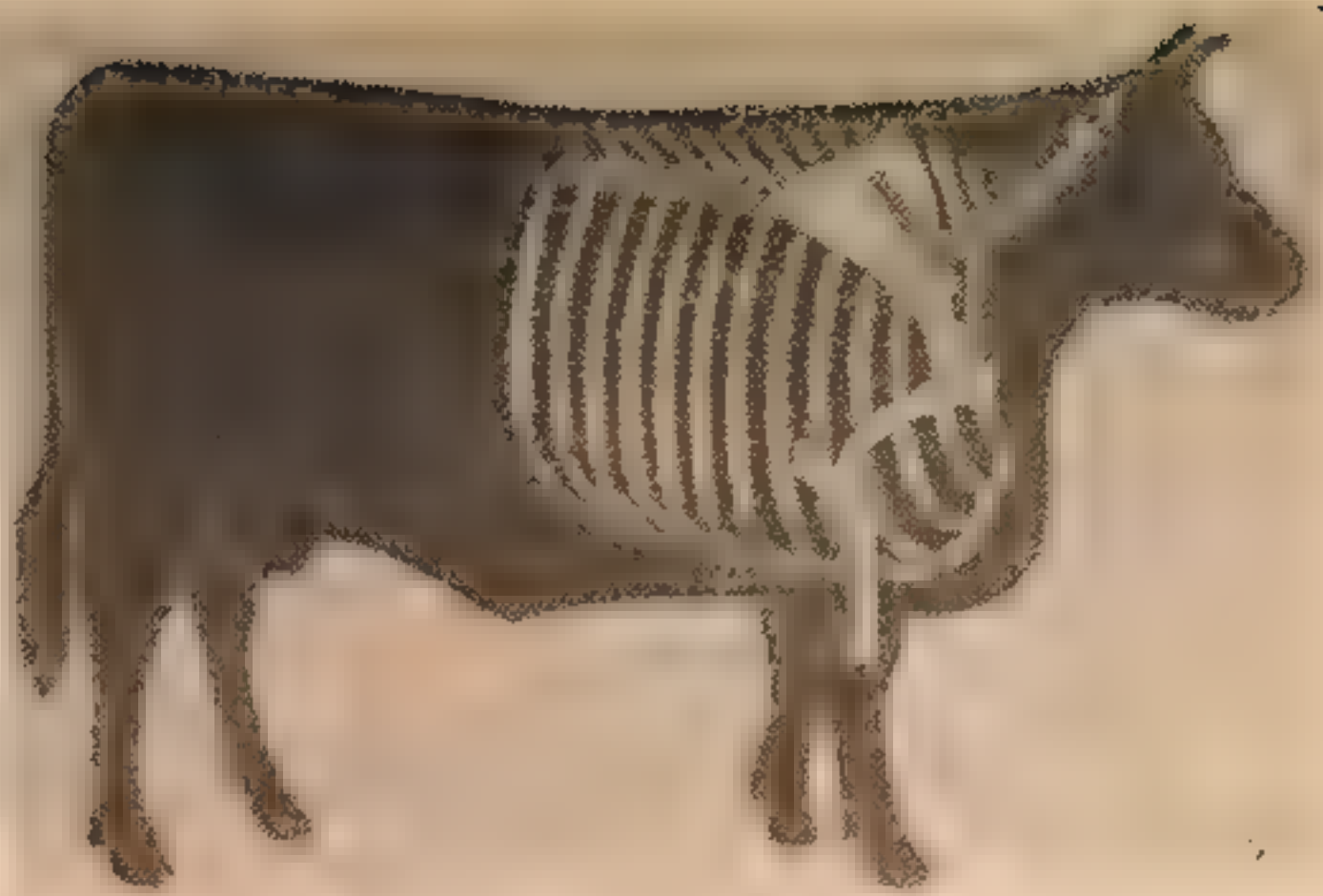


Рис. 98. Различные типы обмена веществ у крупного рогатого скота:
А — мясной тип; Б — молочный тип.

Рис. 99. Различные типы обмена веществ у крупного рогатого скота (схема, по Дю р с т у 1931):

А — мясной тип: короткая широкая голова; короткая толстая шея; широкая массивная грудь и бочкообразные, вертикально поставленные ребра.
Б — молочный тип: тонкая, благородная длинная голова; тонкая шея; узкая длинная грудь и направленные кзади более плоские ребра.

Х пропшир), а также Р и т ц м а н о м и Д а в е н п о р т о м (саут-даун Х рамбулье) (Рей, 1956). В то время как в первом случае у помесей

F_1 обнаружилась значительная изменчивость, а в F_2 она возросла незначительно, во втором случае результаты оказались более благоприятными: F_1 по большинству промеров занимало промежуточное положение между обеими родительскими породами, а изменчивость оказалась меньшей, чем в исходных породах. Наследование всех промеров, за исключением длины головы, было многофакторным, указаний на простое менделевское расщепление не было найдено. В другом опыте, проводившемся с 1912 по 1933 г. в Висконсине, где скрещивались молочные породы крупного рогатого скота (джерсейская и голштинская) с мясной абердин-ангусской породой (К о у л и П о г а н с о н, 1948), были получены, несмотря на небольшое число животных и невозможность проведения генетического анализа, интересные результаты относительно типа животного и мясной продуктивности: помеси F_1 занимали примерно промежуточное положение между родительскими породами; при реципрокных скрещиваниях различия оказались незначительными и статистически недостоверными. Однако, и это важнее всего, во втором поколении изменчивость не возрастала, в особенности в отношении роста обхвата груди. Тем не менее составить себе полное представление об общем типе телосложения животного на основе промеров туловища довольно трудно.

В какой-то мере это удалось сделать Б а р ч у (1951), который по промерам туловища четырех пород крупного рогатого скота Северо-Западной Европы сумел графически изобразить различия в типе телосложения между этими породами (рис. 100).

Можно ли ожидать, что с помощью данных многочисленных промеров туловища или индексов телосложения будет решена проблема наследования типа телосложения — вопрос более чем сомнительный. По этой причине развитие учения о ф а к т о р а х телосложения на основе корре-

лящий между исследованными промерами туловища заслуживает особого внимания (Райт, 1932). Главная цель заключается в том, чтобы, используя возможно меньшее число факторов телосложения, вместо многочисленных промеров туловища, наиболее полно описать внешний вид животного. Недавно швейцарский животновод Вебер (1957) показал, что факторы телосложения (с учетом их наследуемости) имеют значение биологической реальности.

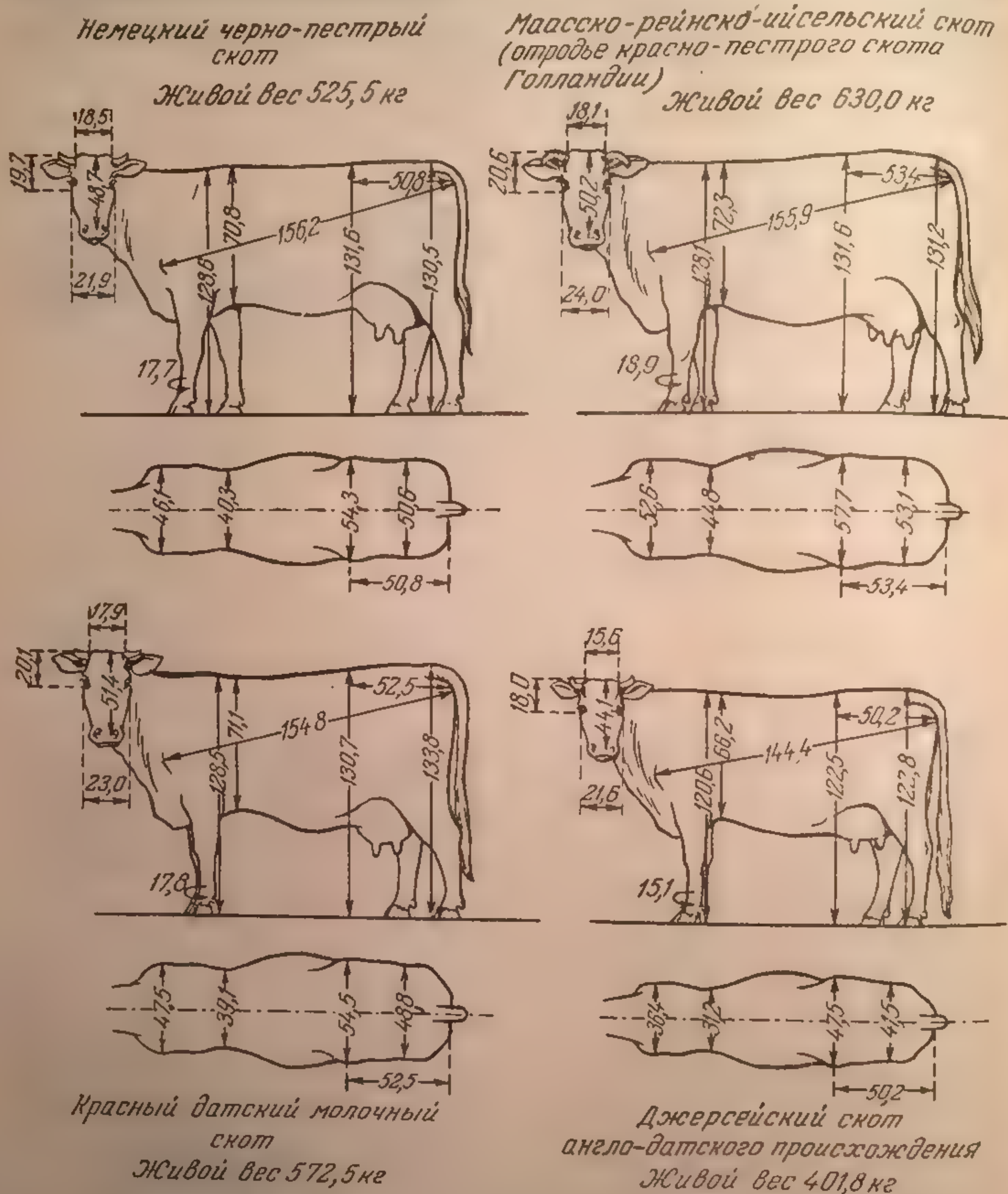


Рис. 100. Различия в размерах тела и форме роста некоторых европейских пород крупного рогатого скота. Схема составлена на основе промеров туловища.

Их устанавливают на основе корреляций, которые существуют между исследуемыми признаками. Предполагают, что ответствен за эти корреляции один общий фактор телосложения, который полностью или частично обуславливает изменчивость промеров туловища. Кроме этого, на группы отдельных промеров могут оказывать влияние так называемые групповые факторы, а на каждый промер в отдельности еще и свой особый (специальный) фактор (рис. 101).

Райт (1932), анализируя промеры туловища у кур и кроликов, показал, что часть изменчивости обусловлена здесь общим фактором, тогда как в отношении промеров головы и конечностей следует предположить влияние групповых и особых факторов.

Тачберри (1951) в исследованиях на крупном рогатом скоте использовал следующие промеры: высоту в холке, глубину груди, длину туловища, обхват груди и обхват живота. Он провел анализ генетических корреляций и говорит поэтому о генетических факторах телосложения. Наряду с общим фактором он отмечает два групповых фактора для исследованных им промеров, изменчивость которых в незначительной мере определяется также и особыми факторами (табл. 1).

Вебер (1957) исследовал пять промеров туловища, положив в основу фенотипические корреляции между ними. Он нашел для фенотипического

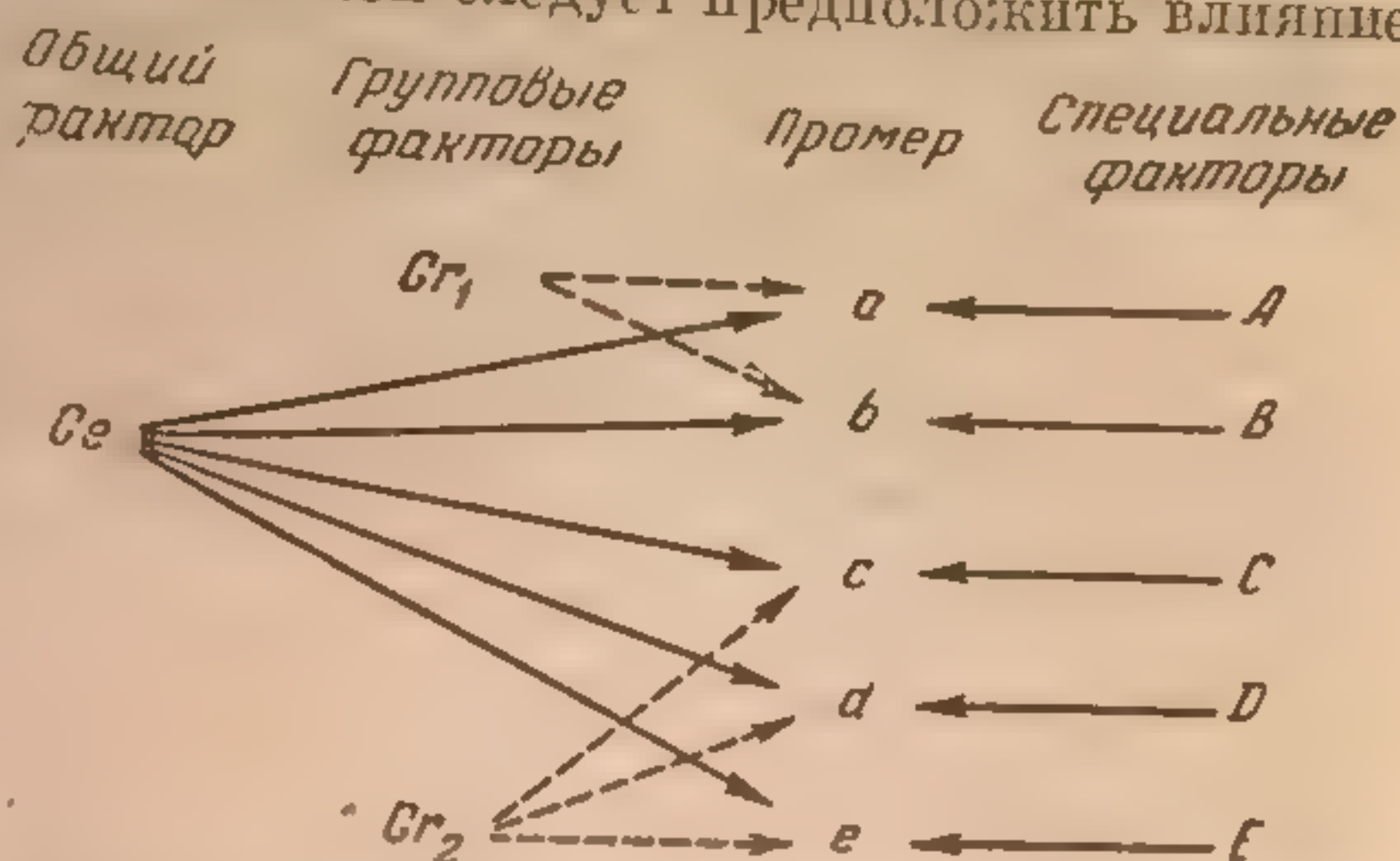


Рис. 101. Возможное влияние на различные промеры туловища одного общего фактора, нескольких групповых факторов, каждый из которых может влиять на два или несколько промеров, а также специальных факторов для каждого отдельного промера (схема, по Веберу, 1957).

Таблица 1

Доля изменчивости, обусловленная генетическими факторами телосложения
(По Тачберри)

| Промер | Общий фактор | Групповой фактор x_1 | Групповой фактор x_2 | Специальные факторы |
|--------------------------------|--------------|------------------------|------------------------|---------------------|
| Высота в холке | 53,6 | 35,6 | — | 10,8 |
| Глубина груди | 65,6 | 11,4 | 4,7 | 18,3 |
| Косая длина туловища | 49,7 | 20,4 | — | 29,9 |
| Обхват груди | 60,8 | — | 44,6 | 0,0 |
| Обхват живота | 23,9 | — | 43,0 | 33,1 |
| Вес | 69,2 | 10,4 | 13,6 | 6,8 |

x_1 — фактор телосложения по группе скелет — вес.

x_2 — фактор телосложения по группе мышц.

фактора телосложения матерей и дочерей следующие определительные уравнения:

$$Y_{\text{мат.}} = 0,342 \times (\text{высота в холке}) + 0,096 \times (\text{высота в крестце}) + 0,372 \times (\text{глубина груди}) + 0,153 \times (\text{ширина зада}) + 0,184 \times (\text{обхват груди});$$

$$Y_{\text{доч.}} = 0,599 \times (\text{высота в холке}) + 0,117 \times (\text{высота в крестце}) + 0,428 \times (\text{глубина груди}) + 0,127 \times (\text{ширина зада}) + 0,081 \times (\text{обхват груди}).$$

Вычисленный для общего фактора телосложения коэффициент наследуемости h^2 равен 0,516.

Анализ генетических корреляций, которые оказались самыми высокими для таких соотношений, как высота в холке — высота в крестце — глубина груди, а также глубина груди — ширина зада — обхват груди, привел к следующему заключению: большая доля изменчивости промеров туловища у крупного рогатого скота определяется, по-видимому, общими факторами телосложения. Кроме того, следует предположить также наличие особых генетических факторов для промеров высоты и, возможно, для других промеров туловища.

Для практического животноводства немаловажен тот факт, что наследование типа телосложения можно показать на отдельных видах животных даже в тех случаях, если не имеется большого цифрового материала, поддающегося статистической обработке. Автор успешно использовал для этой цели метод с р а в н е н и я п о л у с е с т е р при изучении наследственности многоплодных животных (в частности, свиньи). Относительно одноплодных животных К ю с т (1949) сообщает об одном случае, когда ольденбургская кобыла принесла двух близнецов, один из которых происходил от «холодного», а другой — от «теплого» жеребца.

В целях повышения продуктивности специфических мясных пород крупного рогатого скота Х э м м о н д (1955) рекомендует повышать рождаемость двоен путем применения гормонов, стимулирующих овуляцию. В будущем надо вести отбор по семействам тех коров, которые наследственно предрасположены к двойневоистельности. Здесь представилась бы единственная в своем роде возможность изучить на примере полусестер по матери наследование типа телосложения, способности к откорму и убойных качеств крупного рогатого скота путем осеменения коров смешанной спермой двух быков, обладающих разными типами телосложения. Собственные исследования в этом направлении проводились автором только на свиньях (Х а р и н г, 1949). Уже в 1932 г. автору удалось получить от одной свиноматки, покрытой в период охоты несколькими хряками, такой помет, в котором были поросята, происходившие от разных отцов. Отцовство определялось в этом случае простым доминированием белой окраски над черной (Х а р и н г, 1937). Опыт был поставлен с целью установления оптимальных сроков оплодотворения. Этот метод был использован автором еще раз в 1948 г. при изучении типа наследования формы телосложения. Для этого чистопородная черная корнуэльская свинья в период охоты была покрыта черным хряком корнуэльской породы и белым хряком немецкой короткоухой породы, которые значительно различались между собой по типу телосложения и размерам; в помете было 4 черных и 6 белых поросят, которых сравнивали по эффективности использования ими корма, а позднее — по результатам забоя и промерам черепа.

Большая скороспелость немецкой короткоухой свиньи по сравнению с корнуэльской нашла свое выражение в более высоких привесах при сравнении полубратьев и полусестер. Заметные различия наблюдались и в промерах туловища; результаты забоя свидетельствовали о сильном влиянии отцовского типа. У потомства корнуэльской породы отложение жира как в спинной, так и в брюшной части было значительно большим (рис. 102).

Поскольку в этом опыте сравнивались полусестры из одного помета, одну часть которого составляли чистопородные корнуэльские животные, а другую — помеси, то автор повторил этот метод в 1948/49 г. при с п а р и в а н и и свиноматки мелкорослой ангельнской породы с белым поясом с двумя хряками — корнуэльской и немецкой короткоухой пород. В этом случае обе группы полубратьев и полусестер в помете были помесными (Х а р и н г, Г р у н и Ш а а ф, 1950).

В дальнейшем в подобных опытах на помесных поросятах одного помета удалось доказать наследственную обусловленность типа, ритма роста, эффективности использования корма, отложения жира, образования мяса и крепости костяка, а также отношений между этими показателями (ср. том III).

П р о п о р ц и и т е л о с л о ж е н и я — это особый раздел учения о типе. С одной стороны, они связаны с соотношением высоты и глубины туловища (коротконовость), а с другой — с соотношением длины и ширины. В практике животноводства наиболее известны два случая изменений пропорций телосложения животных: получение типа восточно-прусской «теплой» лошади с растянутым туловищем из квадратного и превращение типа высокогорного пестрого скота с плоским растянутым туловищем, характерным для симментальской породы, в современный тип с глубоким туловищем.

Корнуэльская
X
Корнуэльская
Нимрод
X
Урсель

Нем. белая
X
Корнуэльская
X
Гармош



Возраст
271 день 271 день
Конечный вес
при откорме
106 кг 106 кг
Суточный
привес
659 г 714 г



Высоты 58 см
Глубина 63,8%

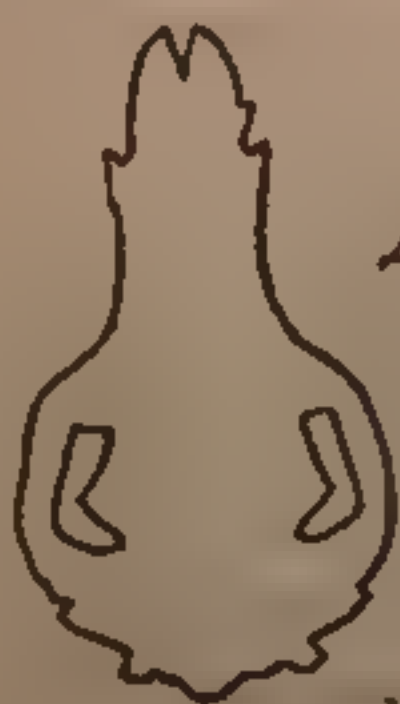


25,7% Содержимое мяса 230 г
61,6% Содержимое жира 20 г
6,9% Содержимое костей 10 г

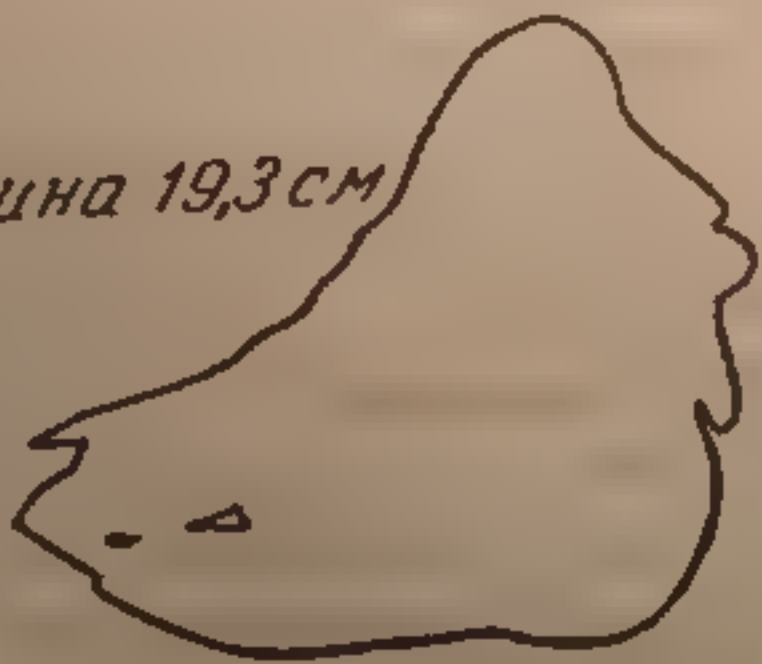
форма черепа

Ширина 13,3 см

Ширина 14,7 см



Длина 19,3 см



Длина 25,2 см

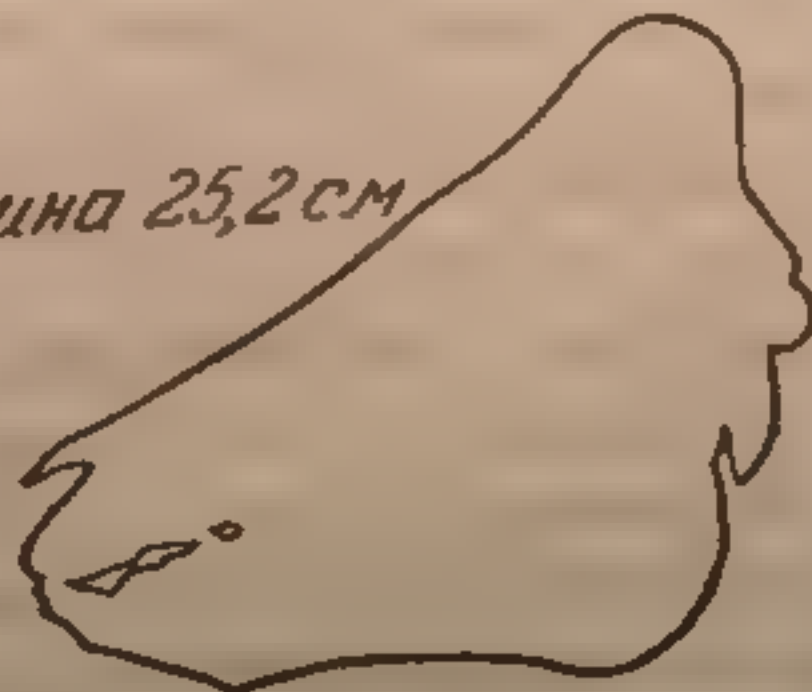


Рис. 102. Сравнение полусестер по матери для изучения наследования формы роста и мясных и убойных качеств свиней (по Харингу, 1949).



Рис. 103. Карликовость у герефордского крупного рогатого скота. Карликовые коровы на опытной ферме колледжа штата Айова в Анконе (фото Х а р и н г а, 1957).

Разведение восточно-прусской теплокровной лошади вплоть до конца первой мировой войны (1914–1918 гг.) было односторонним. Эта лошадь отличалась относительно короткой спиной, длинными конечностями и резвостью и использовалась для ремонта армейских кавалерийских составов. После войны этот тип в соответствии с изменившейся целью разведения преобразовался уже в «модель лошади с многосторонним направлением использования, особо приспособленным для нужд сельского хозяйства. Лошадь нового типа отличалась средней величины в виде прямоугольника форматом, коротконогостью, глубоким и широким туловищем, довольно крупным калибром и весом, но при этом сохраняла благородство типа» (Ш и л ь к е, 1938).

Результаты измерений, проводившихся на тракненских лошадях, отражают изменения в пропорциях их телосложения за период с 1922 по 1928 г.:

| | Кобылы | Жеребцы |
|-----------------------------------|---------------|---------------|
| Высота в холке, см | 159,8 → 161,3 | 161,7 → 165,1 |
| Обхват груди, % | 26,6 → 29,8 | 28,1 → 30,9 |
| Косая длина туловища, % | 102,1 → 103,6 | 101,3 → 104,6 |
| Обхват пясти, % | 12,0 → 12,5 | 12,8 → 13,2 |

При разведении мясного скота ведется селекция на коротконогий тип с глубоким туловищем. В процессе этой работы животноводы неоднократно получали крайние формы скота почти карликового типа.

Наиболее распространены короткоголовые карликовые формы, которые фенотипически отличаются короткой головой, бульдогообразной мордой, короткими ногами, толстым, нередко раздутым туловищем и укороченной нижней челюстью. Дыхание у них тяжелое, особенно в возрасте старше 12 месяцев. С возрастом затрудняется также подвижность. Многие погибают еще до отъема (рис. 103).

Этот тип карликовости обусловлен простым рецессивным геном. Животных, гетерозиготных по этому признаку, нельзя различить по фенотипу, хотя Г р е г о р и и К е р р о л (1956) установили, что их можно обнаружить путем измерения средней линии профиля. Однако такое измерение требует большой точности и опыта.

Р е й (1947) изучал наследуемость бонитировочной оценки различных частей тела животного. Несмотря на ограниченность материала, ему все же удалось обнаружить связь между величиной l^2 и последовательностью развития отдельных частей туловища. Так, наследуемость пунктирной оценки головы, длины конечностей, лопатки (части, раньше прекращающие рост) была выше, чем показателей поясницы и задней четверти тела (части, развивающиеся позднее). Можно предположить, что части, быстро развивающиеся и достигающие максимума на ранних стадиях жизни, менее подвержены влияниям окружающей среды, чем те, которые развиваются позднее.

Из особых признаков мы рассмотрим здесь лишь наследуемость механики скелета и отдельных промеров туловища (спины, крестца и зада) у крупного рогатого скота и формы окорока у свиньи.

В понятие «механика скелета» входят особенности движения и статики тела, которые были положены в основу оценки лошади Диссельхорстом и Лёве (1940) и Рау (1942) и перенесены затем Дюрстом (1931) на крупный рогатый скот. Отдельные кости передних и задних конечностей двигаются по отношению друг к другу как рычаги. Это действие рычагов может передаваться по законам механики. Несомненно, длина и угол наклона отдельных костей двигательного аппарата имеют большое значение для работы. Не менее важны и мышцы с сосудами и нервами, управляющие конечностями. Следовательно, динамический силовой

аппарат вместе со скелетной основой является источником производительности животных (Герре, 1950). На конных заводах ганноверской «тепловой» породы большое значение при бонитировке жеребцов придает характеру движения. При этом различают две крайние формы — плоский (низкий) и крутой (высокий) ход (рис. 104).

Исследования, проведенные на 244 жеребцах-производителях (Альверс, 1954), показали, что различия в длине шага и рыси зависят от характера хода (табл. 2). Возможность дальнего выноса ноги вперед при крутом ходе (крайне выраженный у лошадей породы хакни) все же намного меньше, чем при плоском, несмотря на то что пределы вариаций в длине шага и рыси отчасти перекрываются.

Таблица 2

Длина шага и рыси у жеребцов ганноверской породы, см

| | Плоский ход | Крутой ход | Разница |
|--|----------------|---------------|---------|
| Длина шага (на рыси под седоком) | 92,2 | 85,1 | —7,1 |
| Длина рыси (в качалке) | 172,7 | 154,5 | —18,2 |

Измерения осей костей и углов суставов на живом животном показали, что просторные движения у жеребцов с низким ходом обусловлены наиболее целесообразной механикой движения. Такие животные отличаются горизон-



Рис. 104. Аллюр ганноверской «тепловой» лошади (по Альверсу, 1955):

сверху — типичный низкий шаг. Жеребец-производитель Эбенфальс II из Ганноверского государственного конного завода, внизу — типичный высокий шаг. Кобыла Фехтпихте II 52123.



Рис. 105. Горизонтальный крестец доминирует над приподнятым крестцом и над высоким расположением корня хвоста (ср. форму таза и расположение корня хвоста у быка и его дочерей) (фото автора, 1952).

тальным расположением плеча и бедра, а это способствует большему раскрытию углов при движении. Эти особенности «хода», по-видимому, наследуются, чем подтверждается также необходимость селекции и по механике скелета. Иноходь (Бэ́тсон, 1907) и рысь (ван дер Пла́нк, 1924) обусловлены простым доминантным фактором.

Относительно наследования некоторых важных для производительности лошади признаков установлено, что мягкая спина может считаться простым рецессивным признаком, так же как и слишком короткое заднее ребро и неправильное сочленение скакательного сустава; свислый круп, наоборот, наследуется как доминантный признак (Лёвё, 1948).

У некоторых пород крупного рогатого скота наблюдается переразвитый крестец, в результате чего в известной мере затрудняется случка и роды. Горизонтальный крестец, прямой таз и нормальная постановка хвоста доминируют над приподнятым крестцом (то есть высокой постановкой хвоста) (рис. 105). Это наблюдается не только у помесей, полученных от скрещивания коров местных пород с остфризскими быками (Лау́рехт, 1930), но и при спаривании быков красной датской молочной породы

с коровами фогтландской породы (отродье среднегерманского высокогорного красного скота).

При испытаниях потомства остфризских быков по молочности и жирномолочности (контрольная станция Лога) по датскому методу особое внимание уделялось наследованию особенностей формы и высоты крестца и расположения вымени. Различия в экстерьере между группами потомства двух быков можно видеть из рисунка 106; некоторые промеры туловища даны в таблице 3 (Харинг, Груни и Греневольд, 1957).

О наследовании других особенностей телосложения известно в настоящее время следующее: в противоположность доминантному типу наследования желательных форм крестца и таза вывернутый кнаружи плечевой сустав у крупного рогатого скота наследуется рецессивно. Глубина и ширина груди и длина туловища являются признаками, обусловленными полимерно.

У свиный число поясничных позвонков — признак, имеющий важное значение при селекции на длину туловища, — очевидно, также обусловлено полимерно (Тафф и Берге, 1936); здесь, однако, упускается из виду одно обстоятельство, на которое указывали Клиш (1956) и Циммерманн (1957), а именно, что длина позвоночника у свиный определяется в еще



Рис. 106. Форма зада, высота крестца, форма и расположение вымени (схема) у двух групп потомков разных быков немецкой черно-пестрой породы (Лога, Вост. Фрисландия, 1954—1955).

Таблица 3

Промеры туловища двух групп потомков, полученных от остфризских быков № 1 и № 2, см

| | Потомство быков | |
|--------------------------------------|-----------------|-------|
| | № 1 | № 2 |
| Высота в холке | 130,6 | 127,8 |
| » » крестце | 132,2 | 130,3 |
| » » корне хвоста | 131,6 | 132,0 |
| » » моклоках | 131,8 | 128,3 |
| » » седалищных буграх | 125,2 | 122,9 |
| Длина таза | 49,4 | 48,1 |
| Ширина в седалищных буграх | 21,1 | 19,6 |

большей степени длиной отдельных позвонков, тип наследования которой до сих пор не изучен. Предрасположение к сильно свислому задку наследуется у свиный доминантно, в то время как прямой таз наследуется рецессивно, как это было подтверждено автором в 1952—1957 гг. во Фридланде на семействе свиноматки Нордин.

Наследуемость основных промеров туловища у крупного рогатого скота изучали многие авторы (Вебер, 1957). Так, наследуемость высоты в холке, глубины груди, обхвата груди и живота и длины туловища составляет, по Тайлеру с сотр. (1948), 0,30—0,60 для голштинского и 0,15—0,30 для айрширского скота. Тачберри (1951) определил для голштинского скота наследуемость высоты в холке $h^2 = 0,73$, глубины груди — 0,80, обхвата груди — 0,61, обхвата живота — 0,26 и длины туловища — 0,58. У волов молочной шортгорнской породы наследуемость высоты в холке составляла, по Дусонну с сотр., 0,66, насле-

дуюемость глубины груди — 0,40 и обхвата груди — 0,32. У итальянской породы чанпина наследуемость высоты в холке достигает, по Б у я т т и, 0,596. На голштино-фризской американской молочной породе Т а ч б е р р и (1951) вычислил следующие генетические корреляции между различными промерами туловища (табл. 4).

Таблица 4

| | Высота в холке | Глубина груди | Косая длина туловища | Обхват груди |
|--------------------------------|----------------|---------------|----------------------|--------------|
| Высота в холке | 0,738 | 0,807 | 0,701 | 0,646 |
| Глубина груди | | 0,712 | 0,758 | 0,838 |
| Косая длина туловища | | | 0,583 | 0,555 |
| Обхват груди | | | | |
| | 0,670 | 0,810 | | |
| | 0,634 | | | |

Кверху от косой черты даны генетические, а книзу — фенотипические корреляции.

Для симментальского пестрого скота были вычислены Вебером (1957) следующие коэффициенты наследуемости: высоты в холке — 0,632; высоты в крестце — 0,589; глубины груди — 0,359; ширины в маклоках — 0,501; обхвата груди — 0,279 и генетические корреляции (табл. 5).

Таблица 5

| | Высота в крестце | Глубина груди | Ширина в маклоках | Обхват груди |
|----------------------------------|------------------|---------------|-------------------|--------------|
| Высота в холке | 0,989 | 0,669 | 0,201 | 0,432 |
| » » крестце | | 0,274 | —0,157 | 0,072 |
| Глубина груди | | 0,518 | 0,721 | 0,450 |
| Ширина зада в маклоках | | | | |

Высота в холке и высота в крестце генетически тесно коррелируют друг с другом. По-видимому, рост в высоту обусловлен единым генетическим фактором. Ширина зада генетически менее связана с обоими промерами высоты нежели фенотипически. Генетическая корреляция между шириной в маклоках и высотой в крестце оказалась даже отрицательной. Это относится лишь к одной единственной отрицательной корреляции мать — дочь, которая не является статистически достоверной. Во всяком случае ширина зада (а возможно, и промеры ширины вообще) не очень тесно связаны с промерами высоты. Обхват груди содержит элементы роста как в высоту, так и в ширину и поэтому находится в довольно тесной генетической корреляции с остальными промерами (за исключением высоты в крестце) (Вебер, 1957).

После котлетной части самой ценной частью свиной туши считается окорок. В ФРГ так называемым продольным разрезом между 5-м и 6-м поясничным позвонком окорок отделяют от туши. Относительный вес окорока подвержен большим колебаниям (20—35% от веса полутуши). Почти во всех странах окорок оценивается по баллам, которые и служат критерием для селекции. У немецкой длинноухой свиньи наряду с различными переходными формами были две основные формы окорока, которые и определили дифференциацию по целям разведения в отдельных зонах: а) плоский длинный окорок и б) выполненный круглый окорок.

С повышением спроса и ростом цен на окорок, а также из-за увеличившегося производства расфасованных окороков и потребления мяса для шинделей, те животноводы, которые раньше разводили свиней с плоским окороком, начали стремиться к тому, чтобы путем использования в хозяйстве

хряков с круглым окороком исправить форму окороков у свиней своего стада. Исследования различных авторов, в том числе Иоганссона и Коркмана (1950), показали, что форма окорока в значительной мере обусловлена генетически ($h^2 = 0,61$).

Еще до этого Харинг (1949) указывал, что по весу окорока нельзя определить выход мяса или жира; так, совершенно одинаковые по весу окорока, но от свиней различного направления продуктивности, заметно отличались по своему составу (табл. 6).

Уже один этот факт призывал к осторожности при оценке формы окорока, которую ни в коем случае не нужно идентифицировать с весом окорока. Предварительные результаты многолетних исследований, проведенных на большом числе свиней, находившихся на контрольно - откормочных станциях и достигших к концу откорма веса 110 кг, показали, что форма окорока ничего не говорит о его составе. Дошло даже до парадокса, в том смысле, что животноводы, желающие улучшить «плоскую» форму окорока, могут и с улучшенной формой окорока получить жирных свиней. Ни один из этих двух типов окорока — ни «плоский мясной», ни «выполненный жирный» — не могут служить целью селекции в тех областях, где свиньи с полным,



Рис. 107. Желательная форма мясного окорока у немецких пород свиней на выставке убойного скота в Дортмунде, 1957:

сверху — немецкая белая длинноухая свинья; снизу — немецкая белая короткоухая свинья.

Таблица 6

Различия в составе одинаковых по весу окороков у свиней различной степени упитанности

| | Тип отца | |
|-----------------------------------|----------|--------|
| | сальный | мясной |
| Абсолютный вес, кг | 22,35 | 22,36 |
| Содержание жира, % | 7,76 | 14,98 |
| Мясо без жира, кг | 9,27 | 10,56 |
| Общее количество жира, кг | 9,57 | 7,63 |

круглым по форме окороком оплачиваются выше. Только сочетание круглой формы с самым высоким содержанием мяса дает такой мясной окорок, который в 1957 г. на выставке живых свиней и их туш в Дортмунде получил самую высокую оценку (рис. 107).

II. Мясная продуктивность

Учет мясной продуктивности в животноводстве ведется по привесам за единицу времени, что является также показателем роста животного. Под способностью к росту подразумевается генетически обусловленный рост размеров животного, который не зависит от продолжительности роста во времени. Под интенсивностью роста подразумевают величину привеса, которая, особенно в условиях обильного кормления в молодом возрасте, определяется скороспелостью животного. Последняя носит наследственный характер. Употребляемый в животноводческой практике термин «быстрорастущий» означает быстрое развитие молодой особи в отношении интенсивности и продолжительности физического развития и включает в себя также и понятие «способность к росту».

Другим показателем мясной продуктивности животных является эффективность использования (оплата) корма. Этот показатель выражается общим количеством корма или питательных веществ, израсходованных на производство единицы животной продукции, в данном случае на 1 кг привеса с учетом выхода мяса и жира. Причинами различной эффективности использования корма могут быть различия в жевательной способности челюстей, длине кишечника, особенностях перистальтики и секреции пищеварительных органов, а также всасывания питательных веществ и интенсивности обменных процессов, в особенности обмена белка. Точное определение эффективности использования корма возможно лишь в опыте, но не в производственных условиях. Эффективность использования корма может зависеть и от аппетита, от способности ассимилировать основные грубые корма, производящиеся в хозяйстве. Этот момент следует учитывать при отборе, потому что, как показали испытания, проведенные автором в 1956 г. на группах дочерей и сыновей определенных быков, способность ассимилировать производящиеся в хозяйстве грубые корма является наследственно обусловленной. Животные, обладающие высокой способностью к усвоению грубых кормов и большей эффективностью их использования, дают более дешевую продукцию, чем те, которые могут достигнуть таких же показателей только при дополнительной даче большого количества концентрированных кормов.

III. Способность к росту (рост размеров тела)

Только в мире млекопитающих различия в размерах тела, вытекающие из наследственно обусловленных различий в росте, невероятно велики: «Из одной микроскопически малой яйцеклетки может возникнуть как голубой кит, вес которого равен весу 150 быков, так и карликовая мышь, весящая всего лишь несколько граммов, и каждое из них является млекопитающим со всеми соответствующими признаками, только в ином видовом, следовательно, генетически обусловленном, «издании». Размеры (величина) — это «общая масса действительно живой материи». Определить ее методически невозможно. Вес, объем, промеры длины и высоты являются лишь «индексами» общих размеров животного и зависят от них (Клатт, 1956).

Для пользовательного животноводства рост размеров является хозяйственным признаком, важным не только с точки зрения образования мускулатуры (мясная продуктивность), но и в смысле соотношения между долей поддерживающего и продуктивного корма (эффективность использования корма), а у крупного рогатого скота еще и с точки зрения его влияния на ограничение молочной продуктивности.

Автор сравнивал динамику роста одинаковых по величине пометов двух пород кроликов — крупная шиншилла и черно-огненная (Харинг и Грун, 1952).

Крольчата более крупной породы шиншилла достигли в возрасте 182 дней лишь 71% заключительного веса породы, а крольчата черно-огненной

породы соответственно 91% (рис. 108). В возрасте 308 дней крупная шин-
шила еще не достигла предельных возможностей своего роста, в то время
как мелкая черно-огненная порода достигла их уже в возрасте 210 дней.

| Шиншил- ла круп- ная | Черно- огненная |
|----------------------------|--------------------|
| 4690 | 2250 |
| 3354 | 2047 |
| 71,5 | 91,0 |
| 4350 | 2327 |
| 636 | 789 |
| 974 | 2757 |

Общее потребление питательных веществ отражает экономическую ценность крупнорослости в животноводстве, а также необходимость соразмерять конечный вес при откорме со способностью породы к росту. Пример из

Рис. 108. Динамика роста двух пород кроликов, обладающих различной энергией роста (по Харингу и Груну, 1952):

английского свиноводства: использование крупной белой породы для производства бекона (конечный вес 90—100 кг) и средней белой для производства мясной свинины (конечный вес 45—60 кг).

При разведении крупных животных значительно труднее изучать наследование способности к росту, если нет возможности содержать животных в абсолютно одинаковых условиях. Сравнение промеров туловища быков Бамбуса и Маршалла, относящихся к высокогорным породам Пфальца, с промерами их сыновей служит доказательством влияния на рост потомства наследственно обусловленной способности к росту отца (рис. 109). Промеры

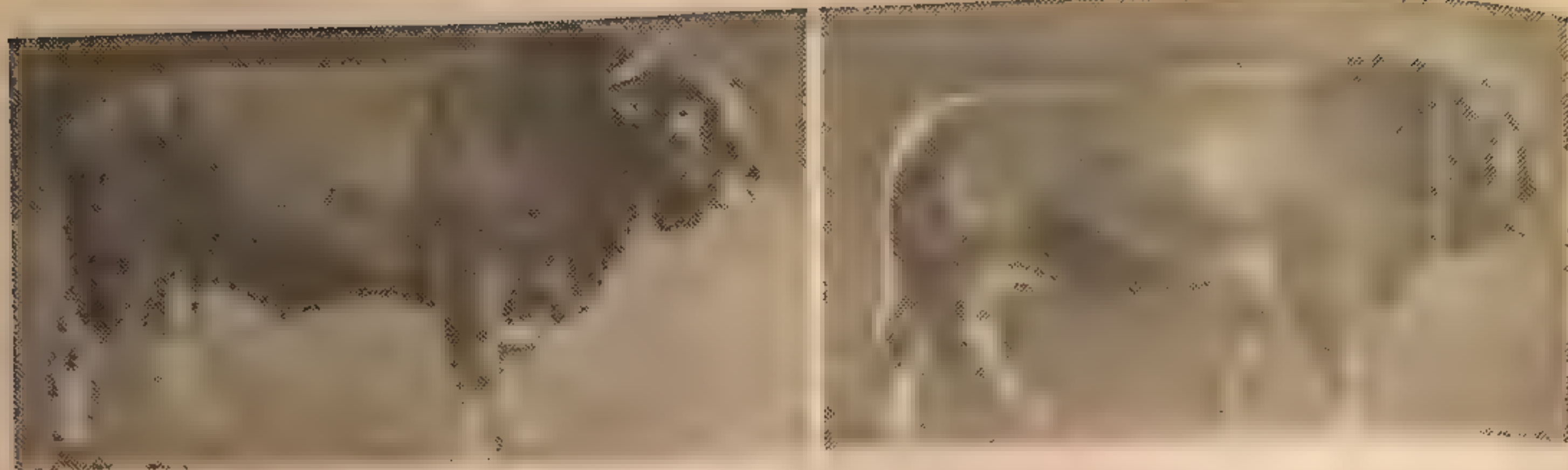


Рис. 109. Наследование крупноростости. Для демонстрации наследования этого признака взяты основные промеры туловища двух быков высокогорного желтого скота Пфальца, а также промеры сыновей этих быков и матерей сыновей (по В е б л е р у, 1957).

туловища матерей этих сыновей в общем сходны и едва ли могли оказать влияние на группы потомков обоих быков.

| Бамбус | | | Промеры туловища | Маршалл | | |
|--------|----------------------------|--------------|-------------------------------|---------|----------------------------|--------------|
| Бамбус | сыновья в возрасте 12 мес. | мать сыновей | | Маршалл | сыновья в возрасте 12 мес. | мать сыновей |
| 148,5 | 122,5 | 131,9 | Высота в холке, см | 144,0 | 118,5 | 131,5 |
| 150,0 | 129,3 | 134,2 | Высота в крестце, см | 145,0 | 124,0 | 133,7 |
| 55,9 | 50,4 | 51,1 | Глубина груди, %* | 55,6 | 48,9 | 53,0 |
| 233,0 | 170,1 | 186,5 | Обхват груди, см | 229,0 | 151,1 | 187,8 |
| 38,4 | 32,6 | 30,8 | Ширина груди за лопатками, %* | 36,8 | 32,1 | 32,6 |
| 185,0 | 142,9 | 162,4 | Косая длина туловища, см | 165,0 | 134,8 | 161,1 |
| 124,6 | 116,7 | 123,6 | * * * %* | 114,6 | 113,7 | 122,5 |

* По отношению к высоте в холке.

Сильное влияние генотипа на прирост лучше всего изучать на одноплодных близнецах. Боньер (1946) поставил опыт с двумя парами одноплодных близнецов, причем одного близнеца из каждой пары кормили обильно, а другого — скудно.

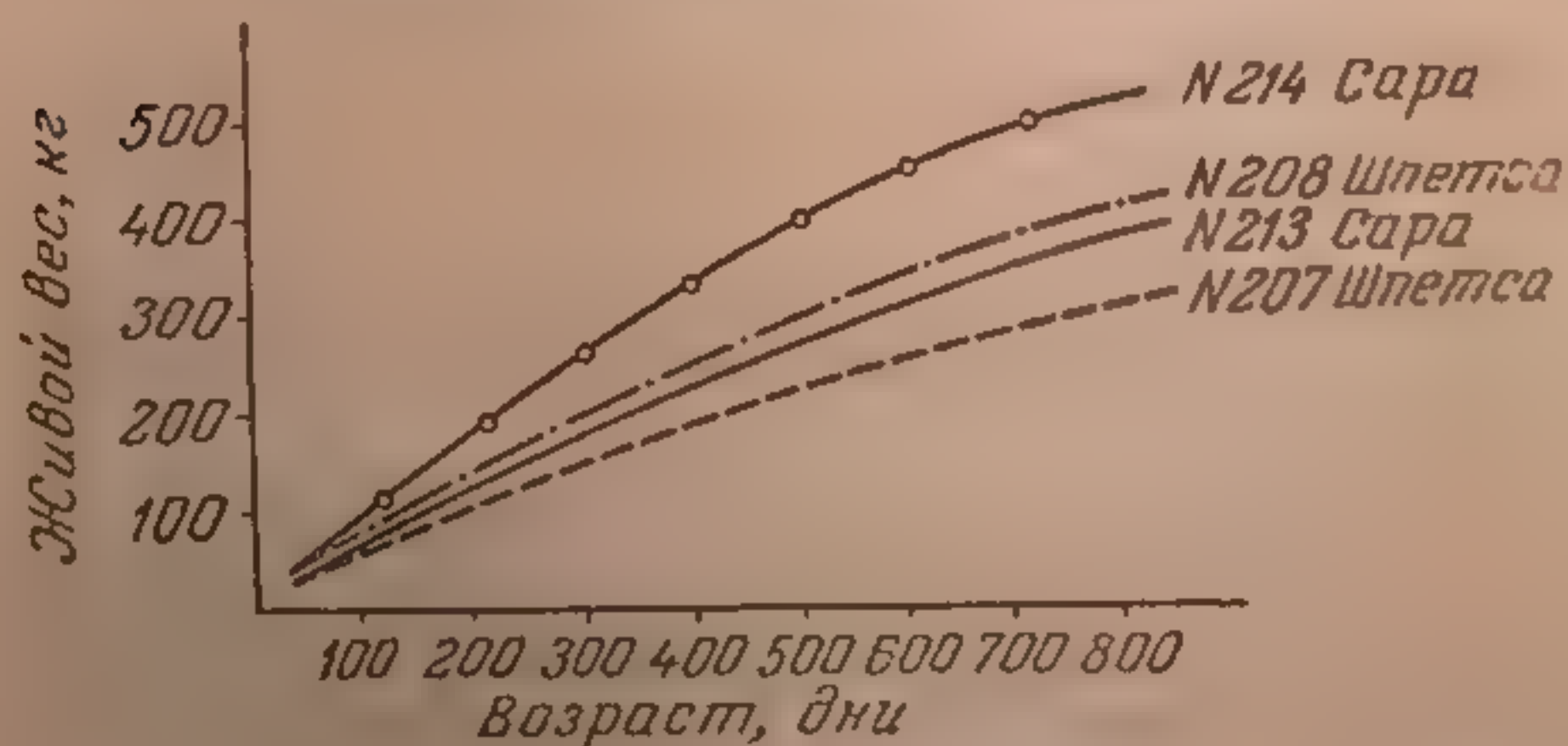


Рис. 110. Пример из опыта, поставленного с целью изменить привес и тип телосложения у одноплодных близнецов путем различного уровня кормления. Одного близнеца из каждой пары (Сара № 214 и Шпетса № 208) кормили обильно. Заметна разница в привесе между близнецами, содержащимися на обильном и скудном рационе, однако скудно кормившаяся Сара № 213 имела приблизительно такой же привес, как и обильно кормившаяся Шпетса № 208 (по Б о н ь е р у, 1946).

Способность к росту близнецов из пары № 214/213 Сара была значительно сильнее, чем у другой пары близнецов. Скудно кормившийся теленок № 213 Сара давал примерно такой же привес, как и обильно кормившийся теленок другой пары близнецов № 208 Шпетса (рис. 110).

Сравнение двух пар одноплодных близнецов абердин-ангусской породы, проведенное Винчестером (1955) в Белтсвилле на фоне нормального и искусственного за-

медленного развития, показало, что пара близнецов № 15/16 по-другому реагировала на недостаточность рациона, чем пара № 8/7.

Решающим является то, что совершенно независимо от различного суточного привеса животные с одинаковыми наследственными задатками в отношении промеров тела обладают одинаковой способностью к росту. Близнецы из пары № 15/16 меньше и короче, чем близнецы № 8/7; однако при значительно меньшей способности к росту они имеют несколько больший обхват груди (табл. 7).

Таблица 7

| Показатели | Пары близнецов | | | |
|---|----------------|------|------|-----|
| | № 15 | № 16 | № 8 | № 7 |
| Суточный привес за весь период откорма, г | 872 | 690 | 1044 | 704 |
| Высота в холке, см | 117 | 115 | 120 | 121 |
| Длина туловища, см | 135 | 139 | 144 | 141 |
| Обхват груди, см | 183 | 182 | 176 | 179 |

В Майлс Сити (штат Монтана) в течение 252 дней проводились испытания групп потомства от 13 быков (по 8 волов в каждой группе) на привесы и эффективность использования корма (Р а й с, 1953).

На потомстве быков № 9 и № 13 можно продемонстрировать превосходство быка № 9 не только по весу при рождении, но и по весу при отъеме и в конце откорма.

Таблица 8

Различия между группами потомства от двух быков (Майлс Сити)

| Показатель | Потомство от быка | |
|---|-------------------|-------|
| | № 9 | № 13 |
| Живой вес при рождении, кг . . . | 41,8 | 37,7 |
| Живой вес при отъеме, кг | 210,7 | 178,0 |
| Живой вес в конце откорма, кг . . | 478,5 | 394,1 |
| Среднесуточный привес, г | 1062,4 | 858,1 |
| Класс по убойным качествам . . . | G+ | G- |
| Прибыль (в сравнении с расходами на корма), долл. | 137,0 | 103,0 |

Более высокий суточный привес группы потомства от быка № 9 находит свое отражение и в более высоком убойном классе и в большей прибыли. Возражение, что это превосходство якобы объясняется более высоким весом при рождении, не убедительно, потому что в большем весе уже выражена большая способность к росту.

В филиале станции Балморса в течение 1950—1951 гг. проводились сравнения 111 герефордских быков в отношении суточного привеса (Р а й с, 1953). Самая быстро растущая группа потомства имела суточный привес, равный в среднем 1296 г, а наиболее медленно развивавшаяся группа — только 920 г.

У и л с о н с сотр. (1954) выращивали 272 герефордских бычка, происходивших от 36 отцов (в среднем 7,6 бычка на одного отца) по следующим периодам опыта:

- 1 — первая зима на ограниченном рационе;
- 2 — последующее лето на пастбище и
- 3 — следующая зима на откормочном рационе.

Для каждого бычка в каждом периоде были вычислены средний суточный привес и генетическая корреляция между этими привесами по периодам. Последняя составила:

$$r_{G_1G_2} = 0,304;$$

$$r_{G_1G_3} = 0,692; \quad r_{G_2G_3} = 0,220.$$

Эта корреляция указывает на то, что какая-то часть генов определяла рост бычков в течение всех трех периодов опыта.

Наследуемость привесов в каждом из трех периодов составляла:

$$1) h_1^2 = 0,543; \quad 2) h_2^2 = 0,746; \quad 3) h_3^2 = 0,418.$$

Следовательно, селекция по привесу в одном из периодов должна быть успешной.

При испытаниях потомства быков различных пород, проведенных автором в 1957 г., довольно отчетливо выявилась наследственная обусловленность способности к росту для отдельных промеров тела. Группы потомков в возрасте 20 дней были поставлены на интенсивное выращивание и откорм и забиты по достижении ими веса 320 кг. В таблице 9 даны основные промеры двух групп потомства, свидетельствующие о тенденции к наследственной обусловленности физического развития двух быков.

Таблица 9

Промеры туловища двух групп потомков к концу откорма

| | Группы | |
|---|--------|-------|
| | I | IV |
| Промеры, взятые на живом животном, см: | | |
| Высота в холке | 110,6 | 114,5 |
| Передняя ширина груди | 39,3 | 37,9 |
| Глубина груди | 54,9 | 50,8 |
| Ширина в тазобедренных сочленениях в % к длине зада | 101,2 | 91,3 |
| Длина туловища | 127,4 | 133,2 |
| Промеры туши, см: | | |
| Длина | 146,5 | 153,2 |
| Внутренняя глубина груди | 30,3 | 33,7 |

Потомство быка IV было крупным, узкотелым, но с глубокой грудью и длинной спиной. Потомство быка I было ниже, шире в груди и в маклоках, но с меньшей глубиной груди и длинной спины. В этой связи следует признать, что потомство быка I по интенсивности роста и использованию корма значительно превосходило потомство быка IV.

Селекция по размерам тела, которые определяются, очевидно, целым рядом независимых менделирующих факторов, может привести к консолидации новых типов (Краллинггер, 1954). Если Иоганссон принимает степень наследуемости размеров тела равной 65%, то это свидетельствует о высокой генетической обусловленности «способности к росту», что отчетливо проявляется во всех исследованиях.

IV. Интенсивность роста

Интенсивность роста считается показателем скороспелости животного, то есть относительно раннего окончания общего физического развития и связанной с этим более или менее ранней пригодности к использованию, а также более раннего отложения жира при откорме (Кронахер, 1921). На показатель роста молодняка оказывает влияние интенсивность роста на эмбриональной и постэмбриональной стадиях развития. Поэтому за меру интенсивности роста принимают вес при рождении и при отъеме или в определенном возрасте до окончания роста.

В овцеводстве, например, селекция на высокий вес при отъеме может привести к созданию скороспелого типа и дать совершенно иные результаты, нежели селекция на вес в возрасте одного года. Такого рода трудности можно отчасти разрешить путем изучения генетических корреляций, существующих

между показателями веса на различных возрастных ступенях. Рагаб (1953) нашел высокую генетическую корреляцию между весом при рождении, весом при отъеме и копечным весом. При изучении наследуемости живого веса получены показатели, величина которых сильно колеблется в зависимости от возраста, веса при рождении и при отъеме, породных особенностей, а также от методики определения.

Так, для саутдаунской породы овец наследуемость веса при рождении составляет, по Эсмингеру, 0,34—0,40, а веса при отъеме — 0,04—0,06; для шропширской соответственно 0,08—0,10 и 0,08—0,12. Нельсон с сотр. нашли эти показатели равными 0,15—0,72 и 0,29—0,42 для различных пород. Рагаб для породы оссиими определил наследуемость веса при рождении 0,34, а веса при отъеме в возрасте 6 мес. — 0,29. Для овец породы рамбулье наследуемость веса при отъеме составляет, по Хейзелу и Террилу, 0,30, а веса в возрасте 12 мес. — 0,40. Для австралийских мериносов последний показатель составляет 0,09—0,36 (Морли).

На вес при рождении, кроме уровня кормления матери, влияют, как показали многочисленные опыты по скрещиванию, порода отца и генетическая конституция плода. Вес при отъеме у тонкорунных пород обусловлен генетически в значительно большей степени (рамбулье и мериносы), чем у мясных. Селекция мясных пород велась, очевидно, больше по весу при отъеме, и это привело к сужению генетической изменчивости. Нельзя недооценивать также и влияния молочности овцематок. В отношении веса в возрасте 12 месяцев можно было бы ожидать более высокой наследуемости, так как это как раз тот период, когда генотип ягненка имеет больше возможностей для своего проявления независимо от признаков матери (Рей, 1956).

По данным испытаний продуктивности, проводившихся с 1942 по 1951 г. на 635 бычках герефордской породы, происходивших от 88 отцов, была определена наследуемость отдельных признаков у мясного скота. Эти показатели Шелби (1955) сопоставил с показателями, полученными ранее другими авторами.

| | Вес при рождении | Вес при отъеме | Вес в конце откорма | Привес |
|-----------------------------------|------------------|----------------|---------------------|-----------|
| Шелби с сотр. (1955) | 0,72 | 0,23 | 0,84 | 0,60 |
| Кнапп и Нордскаг (1946) | 0,23—0,42 | 0,12—0,30 | 0,69—0,94 | 0,46—0,97 |
| Доусон (1947) | 0,11—0,29 | — | — | — |
| Кнапп и Кларк (1950) | 0,45 | 0,28 | 0,72—0,92 | 0,65—0,77 |
| Грегори с сотр. (1950) | 0,45—1,00 | 0,26—0,52 | — | — |
| Буррис и Блун (1952) | 0,22 | — | — | — |

Влияние отдельных лет на все признаки было статистически достоверным; влияния линий в пределах каждого года не были статистически достоверными; влияние отцов внутри линий на исследуемые признаки было также статистически достоверным.

Кох и Кларк (1955) определили примерно на таком же исходном материале (4453 теленка герефордской породы от 137 отцов, 1926—1951 гг.) наследуемость и повторяемость этих признаков. При этом были введены поправки на пол потомства и возраст матери; вес при отъеме приводился к стандартному возрасту в 182 дня, влияние года исключалось путем поправки на средний вес в пределах года. После обработки всех данных были получены следующие показатели.

| | Наследуемость | Повторяемость |
|--|---------------|---------------|
| Вес при рождении | 0,35 | 0,26 |
| Вес при отъеме | 0,24 | 0,34 |
| Вес в возрасте одного года | 0,47 | 0,20 |
| Привес | | |
| от рождения до отъема | 0,21 | 0,34 |
| после отъема до возраста одного года | 0,39 | 0,09 |

Что касается веса при рождении и отъеме, а также привеса до отъема, то здесь сказывается большое влияние материнской среды, а в период после отъема до возраста одного года это влияние уже меньше.

Влияние генетических факторов на вес при рождении может проявиться также в виде породных различий (табл. 10).

Таблица 10

Вес телят при рождении (кг) у различных пород крупного рогатого скота
(По Ангелу и Поли, 1956)

| Молочные породы (по Ф и ч у) | Мясные породы (по Б у р р и с у и Б л у н н у) |
|----------------------------------|--|
| Джерсейская 25,9 | Абердин-ангусская 29,2 |
| Гернсейская 31,9 | Герефордская 30,6 |
| Айрширская 32,7 | Шортгорнская 29,2 |
| Голштино-фризская 41,4 | |

В то время как Ф и ч не нашел статистически достоверных различий между группами потомства различных быков, К н а п п с соотр. относят 10% общей изменчивости веса при рождении за счет влияния отца; Д а у с о н (1947) находит его равным 7,22% и допускает, что влияние быка может сильнее сказываться на потомстве его дочерей, нежели на его прямых потомках.

Это предположение может полностью подтвердить автор, основываясь на данных о весе при рождении двух групп телят — внуков быков № 1 и № 2 черно-пестрой породы (Лога, 1954—1955 гг.). От дочерей быка № 1 было получено 13 телят и от дочерей быка № 2 — 16. Влияние быков на вес внуков при рождении было очень показательным (табл. 11).

Таблица 11

Вес при рождении (кг) телят двух групп потомков

| | Телки | Бычки |
|--------------------------|-------|-------|
| Внуки быка № 1 | 43,5 | 40,5 |
| Внуки быка № 2 | 34,0 | 36,5 |

Как видно из таблицы, телята от дочерей быка № 1 весили в среднем 42,1 кг, а телята от дочерей другого быка — только 35,7 кг.

Что вес телят при рождении является генетически обусловленным признаком, автор сумел доказать на основе сравнения групп потомства различных быков при «введении крови» красной датской молочной породы гардскому красному скоту. Кроме веса при рождении, определялись некоторые промеры туловища. Эти данные получены для 278 телят, родившихся в разных районах и от разных быков. Так как соотношение бычков и телочек в группах потомства было одинаковым, то влияние пола на вес при рождении здесь не учитывается (табл. 12).

Вес телят при рождении, полученных от 5 быков, не зависит от породы и является столь же характерным для отцов, как и промеры. Более низкий вес у телят, родившихся в Танне, объясняется скудным зимним рационом и содержанием на лесных пастбищах летом (указание на возможность влияния условий окружающей среды).

Отношения между весом при рождении и постнатальным ростом можно рассматривать как важные для селекции показатели (Д о у с о н, Л а ш, К у ш н е р). Вес при рождении следовало бы включать в программу селекции, так как он влияет на интенсивность роста и мясную продуктивность.

Таблица 12

Вес при рождении (кг) и промеры туловища (см) у потомства пяти различных быков

| Местность | Танне (70 телят) | | Эльбингероде (208 телят) | | |
|---|------------------|----------|--------------------------|---------|---|
| Кличка быка | Гуннар | Марбольд | Гусар | Хофраг | Волонтер |
| Порода | Датская | Гарцкая | Гарцкая | Гарцкая | помесь F ₁ (дат. × гарц.) |
| Число телят | 43 | 27 | 28 | 119 | 61 |
| Вес при рождении | 34,4 | 31,9 | 42,0 | 40,6 | 36,5 |
| Промеры туловища | | | | | |
| Высота в холке | 74,6 | 73,1 | 77,2 | 74,8 | 73,3 |
| Высота в крестце | 78,1 | 76,9 | 80,4 | 78,7 | 76,5 |
| Глубина груди | 28,0 | 26,8 | 29,4 | 28,9 | 26,8 |
| Ширина груди | 19,4 | 18,8 | 19,4 | 18,1 | 16,97 |
| Обхват груди | 82,9 | 80,0 | 83,7 | 80,0 | 76,9 |
| Ширина в маклоках | 17,0 | 16,3 | 16,9 | 16,0 | 15,9 |
| Ширина в тазобедрен- ных сочленениях | 20,6 | 19,8 | 21,5 | 20,9 | 20,2 |
| Ширина в седалищных буграх | 6,6 | 5,3 | 5,7 | 5,5 | 5,2 |
| Обхват пясти | 11,0 | 10,4 | 12,0 | 11,2 | 10,5 |

Это влияние проявляется только в молодом возрасте и позднее как будто исчезает (Д о у с о н, 1947). Важным для испытаний потомства крупного рогатого скота по мясной продуктивности является вопрос о том, пригодны ли линии, отобранные по привесу при стойловом откорме, также для нагула на пастбищах (У р и к и сотр., 1957). Мнению о том, что селекция якобы должна вестись в оптимальных условиях окружающей среды, позволяющих наиболее полно проявиться признаку, противостоит другая точка зрения, согласно которой селекция при таких условиях окружающей среды, которые более всего приближаются к обычным (пастбище, ранчо), имеет больше шансов на успех. В ФРГ вопрос ставится не о том, как откармливать скот, — в условиях стойлового содержания или на пастбище, — а может ли быть селекция при кормлении объемистыми кормами, производящимися в собственном хозяйстве, такой же успешной, как при кормлении сухой зерновой смесью (как это практикуется в Канаде и, согласно Л а н г л е [1958], в Шлезвиг-Гольштейне).

V, Оплата корма

Наследственное предрасположение к хорошей оплате корма стоит всегда в центре внимания селекционеров, работающих в разных отраслях животноводства. Для изучения наследуемости этого признака необходимо иметь совершенно точные данные, полученные опытным путем. Если для изучения наследуемости таких признаков, как молочность и жирномолочность, а также рост размеров тела и живого веса, можно пользоваться данными зоотехнического учета, который проводится непосредственно в хозяйстве, то испытания на оплату корма должны проводиться только в стандартизованных условиях на особых опытных станциях. Данные зоотехнического учета для определения этого показателя непригодны.

Несомненно, большую ценность для селекции представляет знание не только среднего показателя оплаты корма по какой-либо группе потомства, но и то, каким будет размах вариаций при сравнении различных групп потомства. Это знание тем важнее, чем ниже степень наследуемости признака «оплата корма». Размах вариаций внутри потомства определяется лишь при индивидуальном кормлении, которое, наконец, прочно вошло в практику контрольных станций по откорму свиней. На рисунке 111 приведены данные конт-

рольной станции по откорму свиней во Фридланде за 1952—1953 гг. по общему потреблению сухого корма в расчете на 100 кг привеса и среднесуточный привес на голову за период откорма от 40 до 110 кг.

На рисунке 111, А показано различие в оплате корма между наилучшей и наихудшей группой года в сравнении со среднегодовым показателем. Если принять, что это различие связано в основном с наследственными задатками группы, то отбор животных по наименьшему (336 кг) расходу корма привел бы уже через несколько поколений к значительному снижению расхода корма в свиноводстве. Чем больше изменчивость внутри одной группы, тем меньше шансов на успешную селекцию.

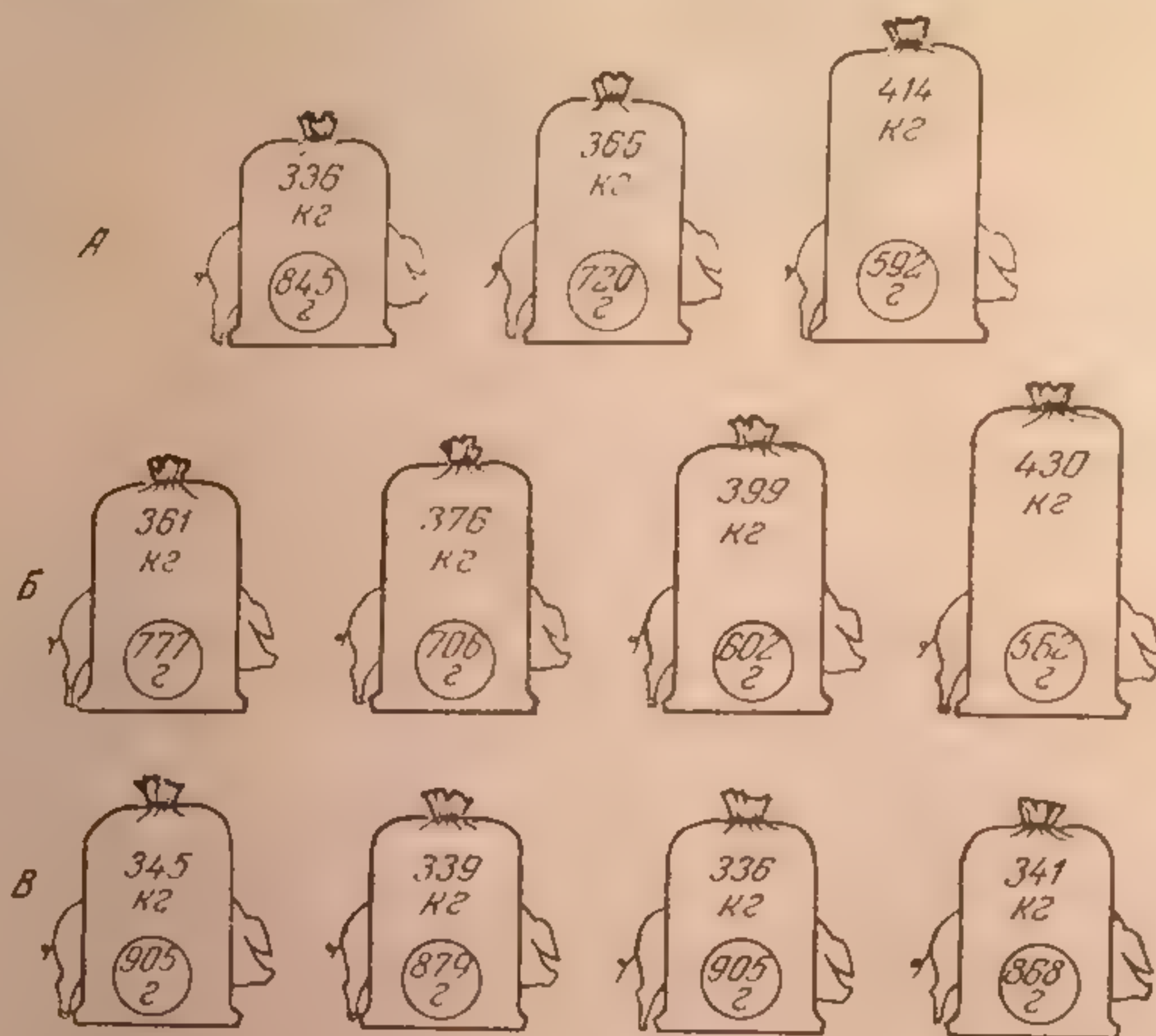


Рис. 111. Расход корма и среднесуточный привес у свиней: А — лучшая и худшая группы и средняя по станции во Фридланде, 1953; Б — нежелательная, невыравненная группа, состоящая из четырех свиней одного помета; В — желательная, выравненная группа свиней из другого помета при индивидуальном кормлении.

При кормлении такие большие колебания (361—430 кг) в расходе корма среди поросят одного помета нежелательны (рис. 111, Б). Следующая группа (рис. 111, В) оказалась хорошо выравненной в отношении невысокого расхода корма, сочетающегося с равномерно высоким привесом.

У свиней породы датский ландрас оплата корма была улучшена путем селекции (табл. 13).

Томсен (Копенгаген, 1957) сообщает об этом в своем подробном отчете следующее.

«За последние 50 лет суточный привес возрос на 20%, в то время как расход кормов соответственно снизился. Довольно медленный прогресс в период с 1908 по 1925 г. объясняется отчасти недостаточным вниманием к результатам испытаний, отчасти нехваткой кормов во время первой мировой войны. Резкое улучшение в конце 20-х годов следует, несомненно, приписать лучшей технике проведения испытаний, а также большему вниманию, уделявшемуся результатам испытания потомства при отборе животных на племя. Внезапное увеличение суточных привесов, как и уменьшение расхода кормов при смене старых станций на новые, можно отнести только за счет более благоприятных условий и индивидуального кормления свиней, но не за счет их генетического изменения. За годы, прошедшие после создания новых станций, условия окружающей среды менялись, поэтому текущее улучшение

Таблица 13

Среднесуточные привесы и эффективность использования корма у породы датский ландрас на контрольно-откормочных станциях

| Год | Число испытанных свиней | Среднесуточный привес, г | Корм. ед. в расчете на 1 кг прироста живого веса |
|----------------------|-------------------------|--------------------------|--|
| 1908—1912 | 2 316 | 565 | 3,76 |
| 1912—1917 | 3 780 | 570 | 3,76 |
| 1919—1925 | 4 584 | 583 | 3,61 |
| 1925—1930 | 10 336 | 639 | 3,40 |
| 1930—1935 | 13 943 | 633 | 3,35 |
| 1935—1940 | 14 876 | 640 | 3,26 |
| 1940—1945 | 10 580 | 644 | 3,29 |
| 1945—1950 | 12 772 | 656 | 3,21 |
| Новые станции | | | |
| 1951—1955 | 13 647 | 673 | 3,05 |
| 1955—1956 | 3 552 | 680 | 3,01 |
| 1956—1957 | 3 621 | 681 | 2,97 |

оплаты корма было, очевидно, генетическим, достигнутым в результате отбора. Нужно также иметь в виду, что изменение состава туши в направлении увеличения мяса и уменьшения жира автоматически улучшает оплату корма».

Эти установки Т о м с е н а нуждаются в особом дополнении, в связи с тем что за тот же промежуток времени (1926—1956 гг.) толщина спинного сала уменьшилась с 4,05 до 3,21 см (20%) при одновременно понизившемся стандартном отклонении с $\pm 0,441$ до $\pm 0,302$. Уменьшение толщины спинного сала было, несомненно, достигнуто путем селекции на длину туловища (она возросла с 88,9 до 94,1 см), которая генетически коррелирует с толщиной спинного сала ($r = -0,42$, по И о г а н с с о н у). Однако (как неоднократно отмечал К л а у з е н, 1955) уменьшение толщины спинного сала вызвало понижение калорийной ценности 100 г мяса с 420 до 320 калорий. Следовательно, достигнутое в Дании улучшение оплаты корма нельзя приписывать исключительно успешной селекции на этот признак — необходимо также считаться с вынужденным понижением содержания жира в туше.

Эта связь между расходом корма и содержанием жира в туше (вычисляемого по толщине хребтового сала) не должна оставаться без внимания при объяснении наследования эффективности использования корма (см. табл. 14).

Таблица 14

Сравнение групп потомства от двух хряков (В и т т, 1957)

| | Число животных | Суточный привес, г | Расход корма на 1 кг привеса | Толщина спинного сала, см | Длина туши, см |
|--|----------------|--------------------|------------------------------|---------------------------|----------------|
| Потомство хряка А . . . | 16 | 726 | 3,27 | 3,60 | 92,1 |
| Потомство хряка Б . . . | 16 | 667 | 4,03 | 4,95 | 94,3 |
| Средний показатель за 1955/56 г. | 548 | 704 | 3,58 | 4,20 | 93,3 |

У 16 поросят от хряка А расход корма при более высоком суточном привесе был примерно на 18,9% меньше, чем у потомства хряка Б, однако толщина спинного сала была у них на 27,2% меньше! Другие показатели степени ожирения туши здесь не использовались; следовательно, толщина спинного сала будет и наиболее пригодным показателем, так как длина туш у потомства обоих хряков была почти одинаковой.

Для того чтобы определить племенную ценность свиней, желательно проверить как можно больше пометов от одного родителя, полученных от спаривания с различными партнерами. Наиболее целесообразным является параллельное спаривание, при котором две свиноматки попеременно покрываются двумя различными хряками. При таком методе подбора исключаются сезонные влияния и влияния прочих факторов окружающей среды на результат испытания. Результаты одного такого параллельного спаривания отражены в таблице 15.

Таблица 15

Наследование мясной продуктивности (привес и использование корма) в результате параллельного спаривания

| | Деген ♂ | | Керубин ♂ | |
|--------------------------|-----------------|--|-----------------|--|
| Агава ♀ 777 3,72 4,7 | 803 3,58 4,6 | | 872 3,20 4,4 | |
| Нордир ♀ 693 4,02 6,0 | 723 3,77 4,6 | | 780 3,25 4,2 | |
| В среднем | 757 3,69 4,6 | | 811 3,23 4,3 | |

Примечание. Две цифры в верхнем ряду каждой колонки обозначают суточный привес (г) и расход корма (кг) на каждый килограмм привеса при откорме от 40 до 110 кг живого веса. Нижний ряд — толщина спинного сала (см).

Показатели свиноматки Нордир получены в условиях индивидуального откорма, в то время как показатели Агавы представляют собой среднее по группе полных братьев и сестер, состоящей из четырех голов. Таким образом, расход корма на 1 кг привеса составил у Агавы 3,72 кг, а толщина спинного сала 4,7 см. У Нордир первый показатель равен соответственно 4,02 кг, а толщина спинного сала у ее братьев и сестер, находившихся вместе с ней на контрольном откорме и впоследствии забитых, была 6 см. Между двумя группами потомства, полученными от спаривания с хряками Керубином и Дегеном, выявилось очень большое различие. Деген при расходе 3,23 кг корма на 1 кг привеса по эффективности использования превосходил Керубина на 12,5%, причем это различие нельзя отнести только за счет различной толщины спинного сала ($4,3 : 4,6 \text{ см} = 6,5\%$). Результат обоих спариваний с Дегеном оказался также благоприятным, так что здесь невозможно найти критерий для суждения о его особых племенных качествах.

Наследуемость оплаты корма у разных пород свиней дана в сводке Лауректа и Вальтера (1957) (табл. 16).

Испытания мясной продуктивности крупного рогатого скота как основа селекции по привесу, использованию корма и способности к откорму введены с недавних пор, и методика их не так хорошо разработана, как в свиноводстве.

В Гвельфе (Канада) с 1950 г. на особой станции проводятся испытания продуктивности мясных пород крупного рогатого скота по потомству. На испытания ставят по четыре теленка от одного быка. До 1955 г. испытания прошли 44 группы. Несмотря на то, что этими испытаниями охватывается потомство быков, предназначенных на племя, для изучения наследуемости способности к откорму и убойных качеств очень важно знать, каковы могут быть различия между самой лучшей и худшей группой потомства (табл. 17).

В состав рациона входила зерновая смесь, содержащая 13–14% белка, и сено. Животных кормили вволю. Сочных кормов не давали. Максимальная

Таблица 16

Коэффициенты наследуемости оплаты корма у свиньи

| Период откорма | Автор | Порода | h^2 | Какой метод использовался при вычислениях |
|-------------------------------|----------------------------|--|-------|--|
| От 20 кг до веса 88 кг | Иоганссон и Коркман (1950) | Крупная белая и шведский ландрас (1929—1937) | 0,23 | Метод полубратьев и полусестер по отцу |
| | Иоганссон и Коркман (1950) | Крупная белая и шведский ландрас (1938—1943) | 0,12 | Метод полубратьев и полусестер по отцу |
| | Остерхофф (1955) | Датский ландрас | 0,26 | Метод полубратьев и полусестер с корреляцией родства |
| До веса 200 фунтов | Фредин (1953) | Поркширская | 0,38 | Метод полубратьев и полусестер по отцу |
| | То же | » | 0,57 | Вычисление компонентов дисперсии со стороны матери и отца |
| | » » | » | 0,30 | Метод полубратьев и полусестер по отцу с корреляцией родства |
| От отъема до веса 225 фунтов | Дикерсон (1947) | Польско-китайская и местная породы | 0,57 | Метод полубратьев и полусестер по отцу |
| От 72 дней до веса 225 фунтов | Дикерсон и др. (1947) | Отселекционированная группа дюрокских свиней | 0,46 | Регрессия отца на потомство |
| | То же | То же | 0,02 | Регрессия матери на потомство |
| | » » | » » | 0,26 | Регрессия родителей на потомство |
| | » » | » » | 0,24 | По селекционному улучшению |

Таблица 17

Сравнение мясной продуктивности и убойных качеств потомства двух быков

| Потомство быка | Суточный привес, г | Расход корма на 1 кг привеса | | Количество баллов за убойные качества |
|----------------|--------------------|------------------------------|------|---------------------------------------|
| | | зерно | сено | |
| № 1 | 1214 | 4,73 | 3,20 | 72,5 |
| № 20 | 711 | 6,78 | 4,98 | 61,0 |

балльная оценка за убойные качества — 100 баллов, в том числе за мясность — 25, за содержание тощего мяса — 25, за соотношение между жиром и мясом — 20 и между передней частью и задней — 10, за распределение жира — 5, за мраморность — 5, за окраску жира — 5, за окраску и структуру мяса — 5 баллов.

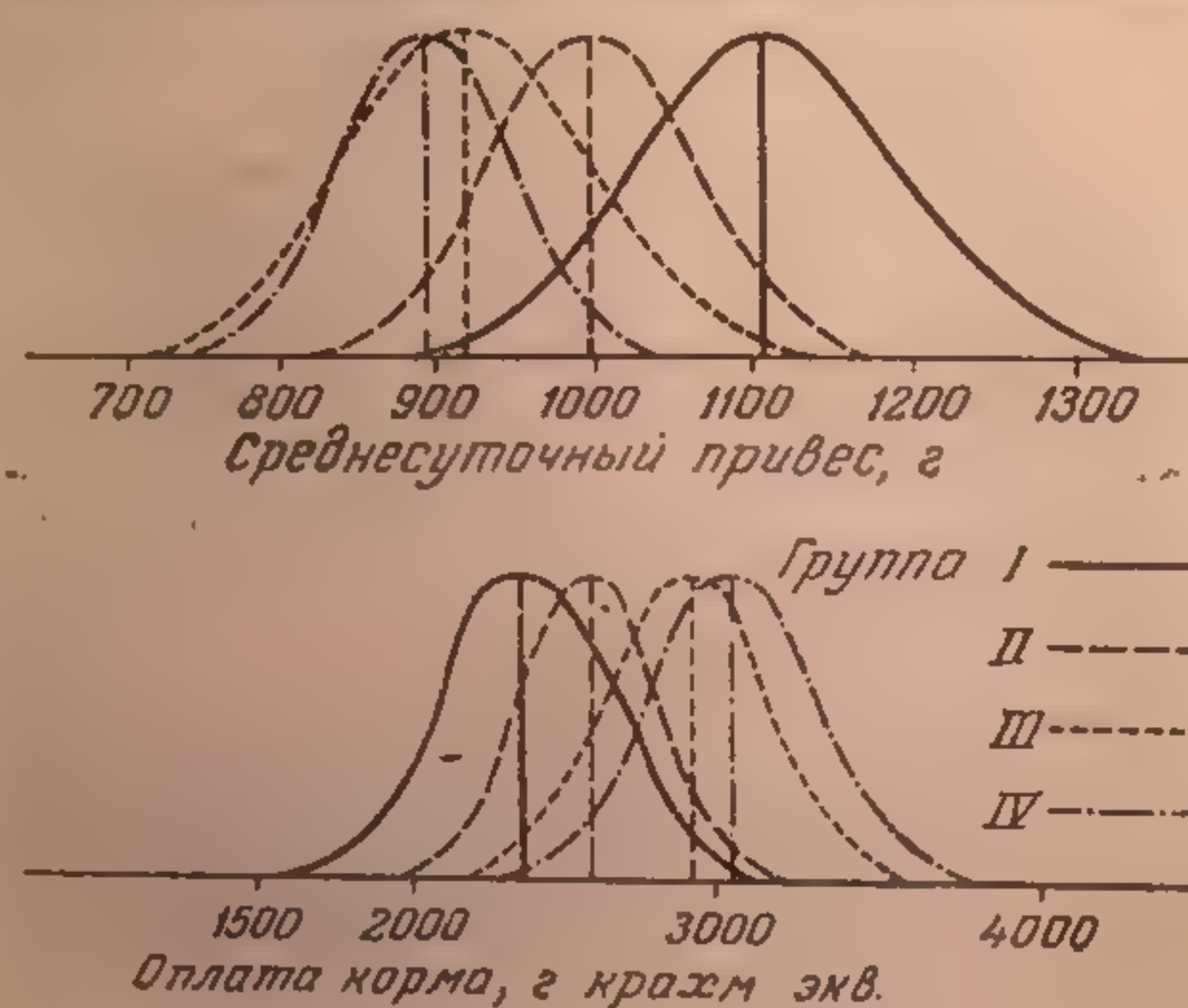
В некоторых институтах Западной Германии также проводились испытания групп потомков отдельных быков по мясной продуктивности и убойным качествам. Хотя здесь изучались прежде всего вопросы методики, результаты первой серии испытаний указывают на отчетливые различия в привесах и оплате корма между группами потомков разных быков (табл. 18).

Таблица 18

Результаты испытания мясной продуктивности групп потомков от быков
четырех разных пород
(По Харингу с сотр., 1957)

| | Группа потомков | | | |
|---|-----------------|-------|-------|-------|
| | I | II | III | IV |
| Возраст к концу откорма, дни . . . | 263 | 292 | 319 | 322 |
| Вес к концу откорма, кг | 322,8 | 317,9 | 317,3 | 312,8 |
| Среднесуточный привес за период выращивания и откорма, г | 1104 | 992 | 914 | 889 |
| Затраты питательных веществ на 1 кг привеса, г: | | | | |
| сырой протеин | 513 | 546 | 596 | 627 |
| крахмальные единицы | 2384 | 2571 | 2872 | 3012 |

Кривые распределения, как показано на рисунке 112, перекрываются лишь незначительно. Несмотря на относительно небольшое число животных,



различия между ними после дисперсионного анализа материала оказались статистически достоверными. Разница в привесе между группой I и остальными группами потомков статистически достоверна, так же как и разница в затрате питательных веществ на 1 кг привеса по отношению к группам III и IV.

Рис. 112. Кривые распределения по среднесуточному привесу и оплате корма в группах потомков четырех быков.

Показатели наследуемости оплаты корма у крупного рогатого скота мясных пород ниже, чем те же показатели для привеса. Так, при групповом кормлении коэффициент наследуемости h^2 составляет 0,22 (Шелби и сотр., 1955), по Кнаппу и Нордскогу (1946) — 0,48—0,75.

VI. Убойные качества

Убойные качества, или убойная ценность, согласно терминологии, принятой рабочей комиссией по производству мяса при Германском обществе разведения животных, складываются из следующих компонентов.

1. Результат забоя.
 - А. Потери при забое.
 - Б. Убойный выход:
 - а) выход двух полутуш;
 - б) доля ценных частей в туше.
2. Количество мяса.
3. Количество жира.
4. Соотношение жир/мясо.
5. Качество мяса.
6. Качество жира.

В то время как выход двух полутуш и потери при забое служат основой денежной оценки туши и более всего зависят от степени откорма животного, доля ценных частей дает возможность судить об убойных качествах животного, по которым целесообразно вести селекцию.

«*Ran traité*» — эта та часть туши крупного рогатого скота, которая по парижскому методу разделки состоит из окорока (тазобедренной части) + филейная часть + спинная часть (толстый и тонкий край) (рис. 113)

Анатомически «*ran traité*» состоит из целой задней части, включая область почек и спину. Крупный рогатый скот, у которого основной вес приходится на эту часть, считается особенно ценным и желательным для селекции на мясность. Хэммонд [36] также применяет подобный метод разделки для определения убойной ценности скота различного возраста и упитанности.

Испытания мясной продуктивности крупного рогатого скота по потомству, которые были закончены автором в Геттингене в 1956 г., отчетливо показали при сравнении групп потомства от быков различных пород значение наследственных задатков по весу окорока и длине спины (Харингс сотр., 1958). Вес окорока стал решающим фактором убойной ценности животного. Между весом спинной части и общей

длиной туши существует, очевидно, тесная положительная зависимость. Группа потомков, которая получила самый высокий балл за привес и оплату корма и за развитие окорока выше среднего показателя, имела такую короткую спину, что на общем выходе мяса, вычисленном опытным путем, все ее прочие преимущества не отразились. Тип телосложения и развитие одних только окороков (бедра) не могут поэтому целиком определять окончательную убойную ценность животного. При узкорослости и незначительном развитии окороков более длинная спина, обуславливающая более высокий вес животного, может выровнять общий выход мяса.

В свиноводстве селекция неизбежно должна была пойти по пути получения животных с высокой долей котлетной части и окороков, так как эти части определяют стоимость свиной туши (рис. 114).

Если средневзвешенное цен на все части, которые были реализованы на Большом гамбургском рынке в 1954—1957 гг., принять за 100%, то относительные цены на отдельные части туши окажутся очень различными. Цены на котлетную часть в лучшие месяцы сбыта достигают 195% (передняя хребтовая часть и окорок до 170%, лопатка до 125%). Относительная цена передней хребтовой части повысилась, а цены на окорок и лопатку нет. В то же время наиболее жирные куски ценились ниже (например, обрезки и внутреннее сало ниже 50%, голова и ноги даже ниже 20%), а хребтовое сало и брюшина, в зависимости от конъюнктуры и сезона, то выше, то ниже 100%. Эта

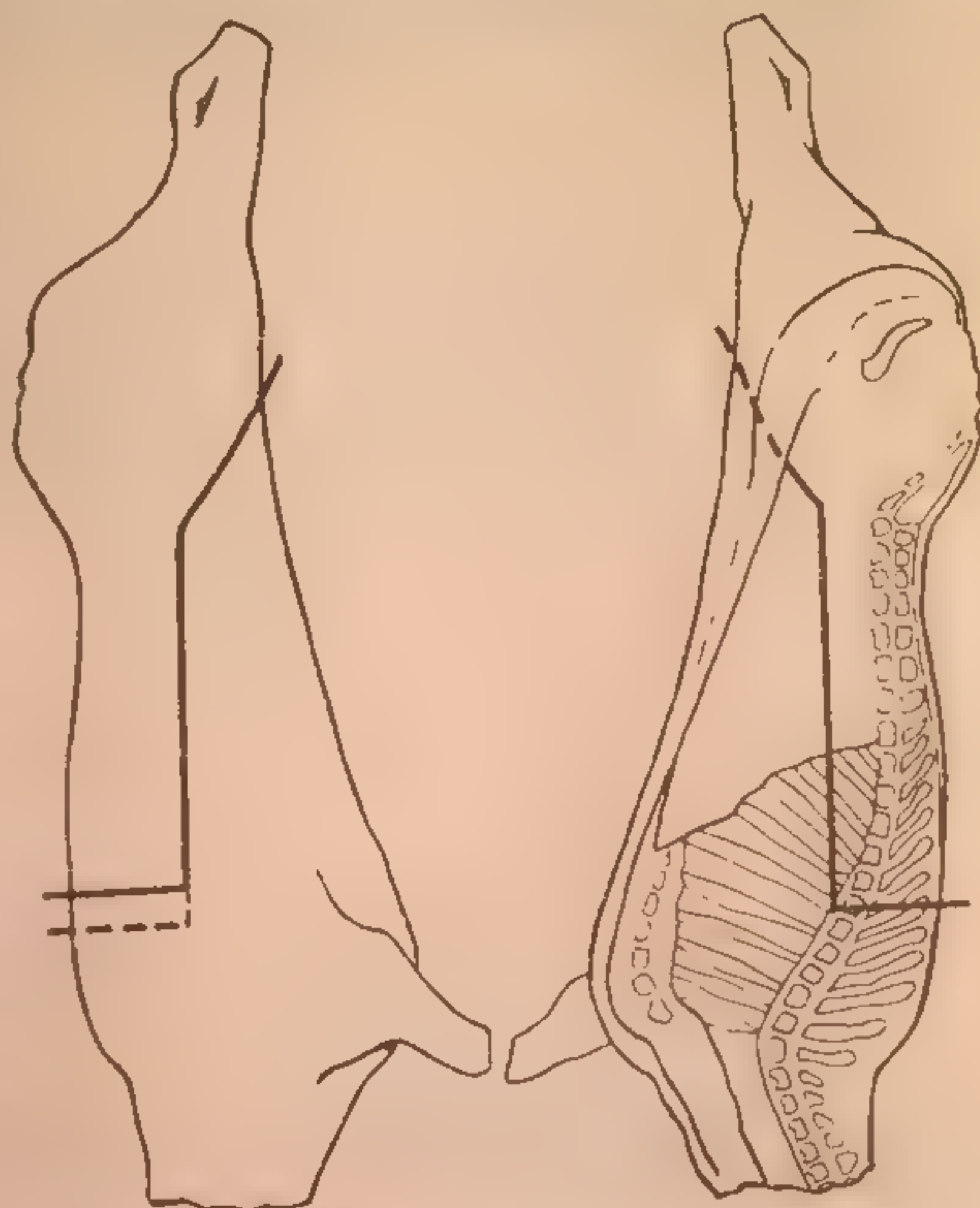


Рис. 113. Части туши крупного рогатого скота, которые особенно ценятся на рынке. Разделка по методу «*ran traité*»:

слева — вид снаружи; справа — вид изнутри (рис. Дюмона).

тенденция убедительно указывает на необходимость отдавать предпочтение при селекции богатой мускулатуре и длинной спине.

По данным Иоганссона и Коркмана (1950), наследуемость формы окорока составляет 0,61 (метод сравнения полубратьев и полусестер

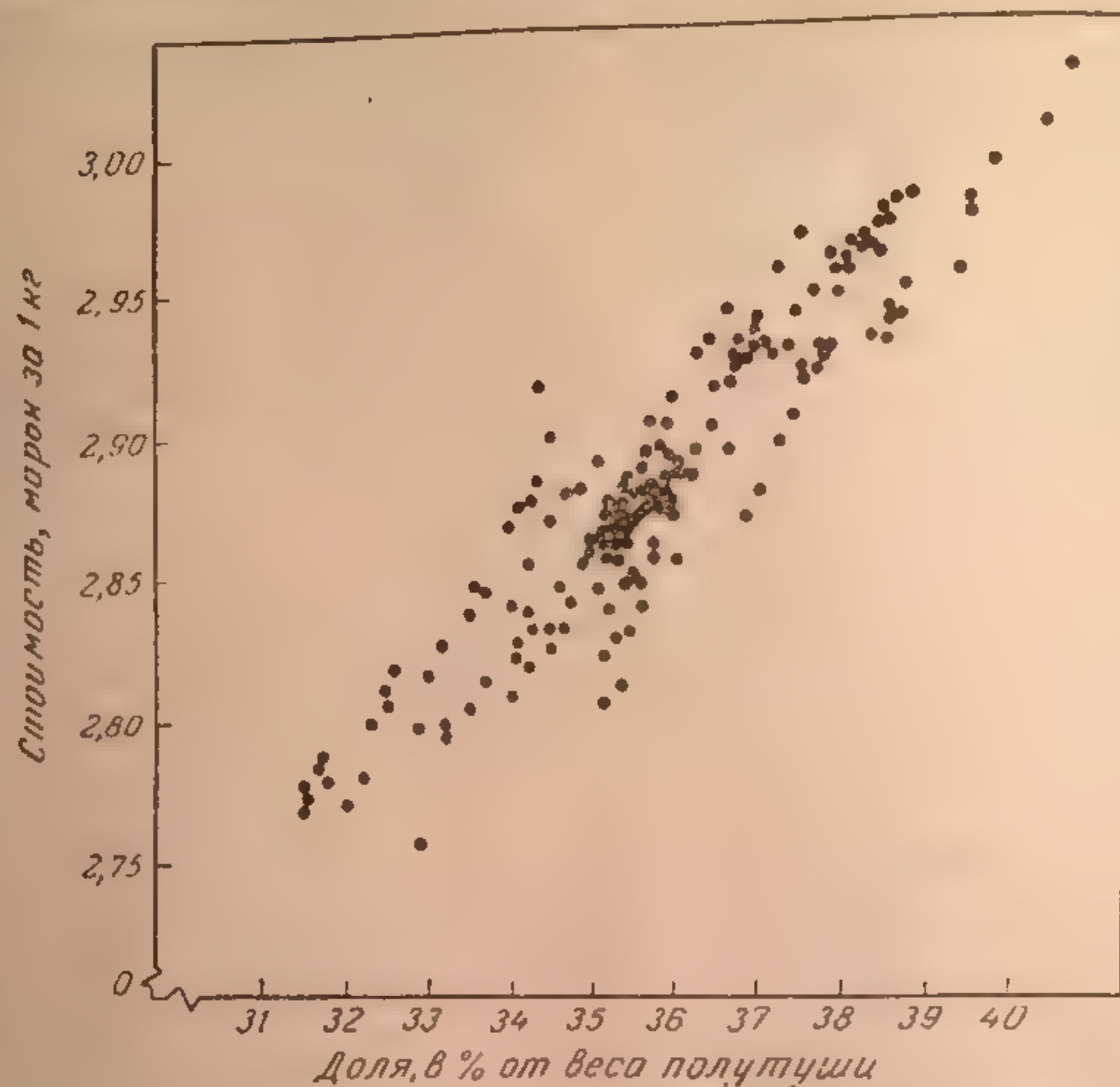


Рис. 114. Корреляция между долями окорока и котлетной части в полутуше и ее стоимостью (по Ш у л ь ц е, 1956).

по отцу). Ф р е д и н (1953) для доли окорока нашел следующие показатели: 0,63 (полубратья и полусестры по отцу), 0,65 (по методу вычисления доли материнской и отцовской изменчивости) и 0,51 (полубратья и полусестры по отцу с поправкой на родство); для доли поясницы — 0,82, 0,79 и 0,66, а для доли лопаточной части — 0,47, 0,56 и 0,38 соответственно.

VII. Способность к образованию мяса и отложению жира

После того как были найдены наиболее простые масштабы для охвата убойных качеств туши, в особенности соотношение мясо/жир, в задачу испытаний потомства вошел отбор таких типов животных и линий, которые наследуют много мяса и мало жира. При этом не столь существенно, ведется ли селекция на обилие мускулатуры по поверхности длиннейшего мускула спины [наследуемость этого признака составляет, по Ф р е д и н у (1953), 0,66] или, наоборот, по низкому содержанию жира; h^2 для толщины сала равен 0,52, для соотношения жир/мясо — 0,59 (Д и к е р с о н, 1947). Образование мяса и отложение жира у свиньи, очевидно, в большей степени обусловлены наследственно, чем привес и оплата корма. Это обстоятельство должно быть учтено при зоотехнической обработке данных контрольных станций по откорму свиней. Т о м с е н (1957) сообщает, что в стремлении к повышению доли тощего мяса в Дании с 1954 г. было введено планиметрическое измерение «мышечного глазка» (*Musculus longissimus dorsi*) как показателя селекции. Степень развития «мышечного глазка» отражает общее состояние всей мускулатуры. Лишь у немпогих животных это мышца невелика и имеет бобовидную форму. Площадь «мышечного глазка» по измерениям на 560 свиньях составила

в среднем 38,7 см² (колебания 28,5—54,0 см²), а коэффициент корреляции между числом баллов за классность и площадь «мышечного глазка» и толщиной сала $r = 0,75$ (ср. том. I, глава IV).

Большие различия в образовании мяса и отложении жира можно обнаружить при сравнении свиней различного типа обмена веществ, содержащихся в одинаковых условиях и откормленных до одинакового конечного веса. Для демонстрации подобных наследственно обусловленных различий автор воспользовался методом сравнения групп полубратьев и полусестер, достигших к концу откорма веса 130 кг (табл. 19).

Таблица 19

Наследственно обусловленные различия в образовании мяса и жира у свиней с различным типом обмена веществ
(Харинг и Грун, 1950)

| | Мангалица | | Нем. короткоухая | Датский ландрас |
|--|-----------|----------------------|--------------------|-----------------|
| | мангалица | немецкая короткоухая | х нем. короткоухая | |
| Состав охлажденной туши (в % к убойному весу) | | | | |
| Мясо | 30,85 | 34,25 | 38,18 | 41,17 |
| Жир | 52,38 | 48,78 | 43,75 | 41,40 |
| Кости | 6,58 | 8,20 | 8,50 | 8,67 |
| Способность к откорму (за период откорма от 40 до 100 кг) | | | | |
| Суточный привес, г | 391 | 608 | 674 | 760 |
| Общее количество питательных веществ на 100 кг привеса, кг . . | 354,82 | 267,96 | 238,17 | 203,27 |

Из таблицы видно, что с увеличением доли мяса и уменьшением доли жира увеличивается суточный привес и уменьшается расход корма на 100 кг привеса.

Та же зависимость, но уже в отношении формирования нежирного окорока проявилась и при сравнении полубратьев и полусестер по матери, полученных от свиноматки немецкой пастбищной породы, покрытой в период одной охоты двумя хряками — пастбищной и немецкой короткоухой пород (табл. 20).

Таблица 20

Наследование способности к образованию мяса, а также наследование привесов и оплаты корма при промышленном скрещивании немецкой короткоухой мясной породы с пастбищной свиньей (сравнение полубратьев и полусестер)

| | Немецкая пастбищная свинья | |
|---|----------------------------|------------------------|
| | х немецкая пастбищная | х немецкая короткоухая |
| Окорок, % | 22,7 | 24,8 |
| Вес | 44,8 | 55,9 |
| Доля мяса | 39,8 | 27,3 |
| » жира | 10,5 | 12,6 |
| » костей | | |
| Способность к откорму (40—110 кг) | 589 | 778 |
| Суточный привес, г | 4,87 | 3,59 |
| Расход корма на 1 кг привеса, кг | | |
| Прочие показатели образования мяса и жира | | |
| Поясничные мышцы, см | 5,85 | 6,95 |
| Площадь «мышечного глазка», см ² | 31,4 | 41,4 |
| Общая длина, см | 181,2 | 193,7 |

При исследовании убойных качеств немецкой длинноухой породы свиней различных типов автору удалось (1956)

Таблица 21

Сравнение туш мясных и сальных свиней с живым весом 90 и 110 кг

| | Свиньи с весом 90 кг | | Свиньи с весом 110 кг | |
|---|----------------------|---------|-----------------------|---------|
| | мясные | сальные | мясные | сальные |
| Убойный вес, кг | 92 | 92 | 113 | 111 |
| Расход корма на 1 кг привеса | 3,45 | 4,06 | 3,76 | 4,0 |
| Состав полутуши, % | | | | |
| Мясо | 51,3 | 35,3 | 46,2 | 36,2 |
| Жир | 32,1 | 46,4 | 36,4 | 49,3 |
| Кости | 12,2 | 13,1 | 11,9 | 9,9 |
| Кожа | 4,4 | 5,2 | 5,6 | 4,6 |
| Промеры туши | | | | |
| Толщина спинного сала, см | 3,8 | 4,5 | 4,0 | 6,0 |
| Поясничные мышцы | 7,9 | 6,5 | 8,0 | 7,2 |
| Процент мяса в пробе, взятой буром | 52,8 | 33,6 | 45,7 | 32,2 |
| Площадь «мышечного глазка», см ² | 35,2 | 22,8 | 31,2 | 24,5 |
| Основные части полутуши, % | | | | |
| Окорок | 27,2 | 26,5 | 28,2 | 27,0 |
| Котлетная часть | 11,2 | 8,5 | 8,6 | 7,7 |
| Спинное сало | 9,2 | 11,5 | 8,8 | 13,7 |
| Брюшное сало | 2,7 | 3,6 | 3,5 | 4,7 |

показать, что у представителей этих типов наблюдались существенные различия в составе отдельных частей туши, в то время как разница в удельном весе этих частей по отношению к весу туши была незначительной. Отсюда был определен состав целой полутуши, где различия в соотношении мяса и жира оказались статистически достоверными.

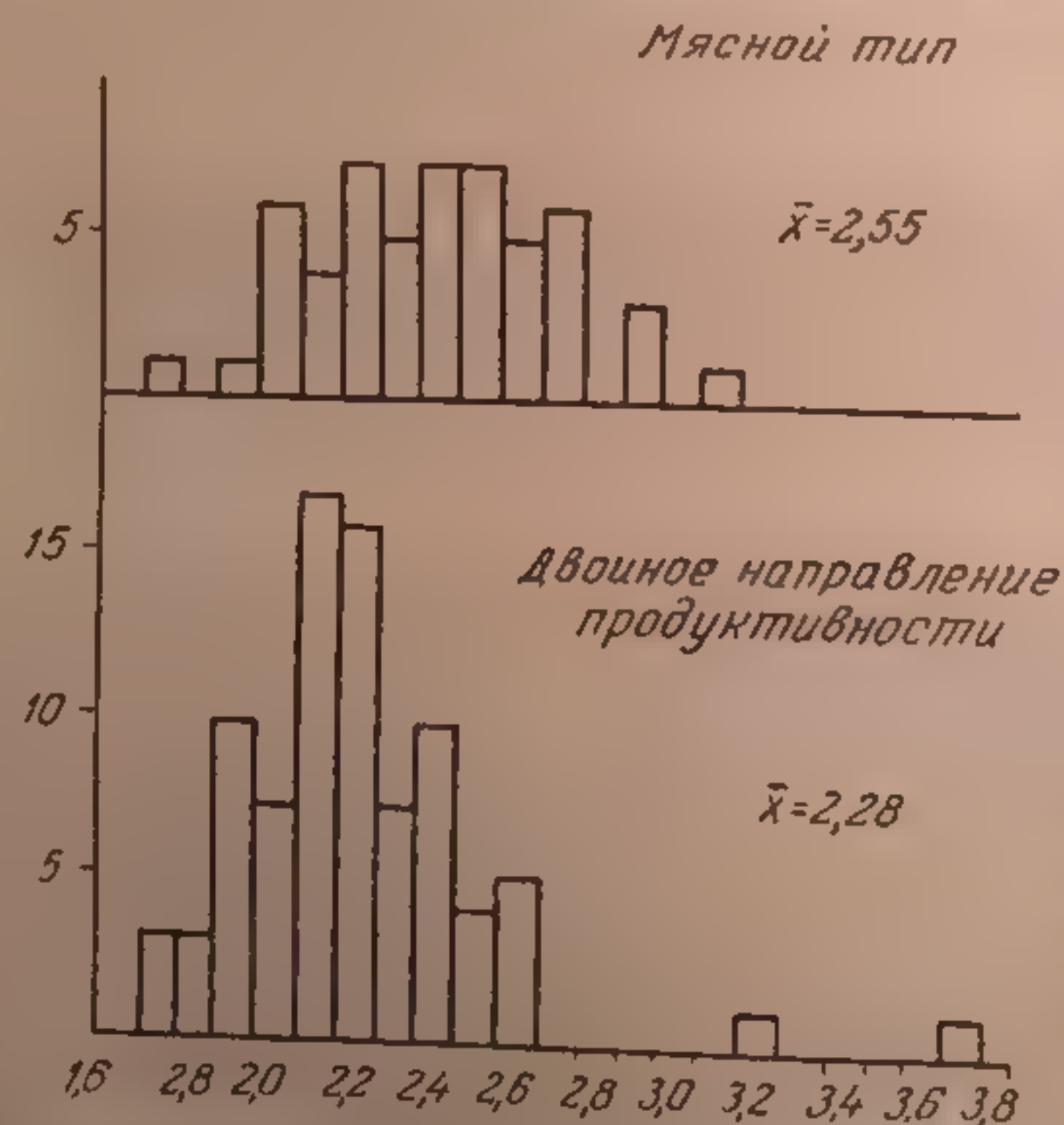


Рис. 115. Соотношение мяса и костей у мясных и молочных шортгорнов; вес костей принят за единицу (по Хенкинсу с сотр., 1943).

Исследования Воде (1956) прямо указывают на то, что наследственное предрасположение к мясности имеет намного большее значение для состава туши свиньи, чем принадлежность к определенной весовой категории, по которой в ФРГ производят оплату. Как мы увидим из следующего сопоставления (табл. 21), фактическую ценность свиной туши в отношении мяса и жира определяет не разница в живом весе (20 кг), а наследственные задатки свиней.

При отборе по показателям мясной продуктивности следует также принимать во внимание различия в расходе корма на 1 кг привеса.

Соотношение мяса и костей является, очевидно, показателем ценности туши крупного рогатого скота

так как мясного, так и многоцелевого направления. Об этом свидетельствуют результаты испытаний потомства молочных и мясных шортгорнов в Белтсвилле, в основу которого положена обвалка трехреберной части и вычисление соотношения между мясом и костями.

Тем же путем, как и в опытах с немецкой пастбищной свиньей, автору удалось доказать (1952—1953 гг.) наследуемость мясной продуктивности у овец лейнской породы (сравнение групп полубратьев и полусестер). Это местные улучшенные овцы, распространенные в Южном Ганновере и Эйхсфельде. Способность к образованию мышц у них невелика, но зато отлагается слишком большое количество жира. При скрещивании лейнских овцематок с баранами черноголовой мясной породы убойные качества потомства значительно улучшились (табл. 22).

Таблица 22

Опыт по откорму молочных ягнят

| | Вес к концу откорма, кг | Суточный привес, г | Убойный выход, % | Выход жира, % |
|--------------------------------|-------------------------|--------------------|------------------|---------------|
| 1953 г. | | | | |
| Лейнская овца | 33,4 | 231 | 53,2 | 8,2 |
| Лейнская × мясная черноголовая | 35,4 | 240 | 50,2 | 6,5 |
| 1959 г. | | | | |
| Лейнская овца | 36,8 | 291 | 54,9 | 7,9 |
| Лейнская × мясная черноголовая | 36,5 | 360 | 51,5 | 4,4 |

Рей (1956) сообщает о наследственной обусловленности степени ожирения мясных овец, приводя следующие коэффициенты наследуемости: 0,13 для новозеландской породы ромни-марш (Мак-Магон, 1943); 0,12 для рамбулье в возрасте 12 месяцев (Террил и Хейзел, 1943) и 0,04 и 0,21 для ягнят (Хейзел и Террил, 1946).

Эти цифры показывают, что селекцию следует вести не на ограниченное образование жира, а на усиленное образование мяса.

VIII. Качество и цвет мяса

Понятие «качество мяса» включает в себя различные факторы, наследственная обусловленность которых еще недостаточно изучена: сочность мяса, способность связывать воду, содержание воды, консистенцию (твердость), нежность (толщину мышечных волокон) и цвет мяса.

Сочность мяса может быть очень различной. У некоторых свиней уже вскоре после разделки окорока или котлетной части из мышц выделяется так много жидкости, что образуется лужа. Возможно, это свойство присуще определенным линиям или породам, которые очень интенсивно развиваются в молодом возрасте и обладают высокой способностью к образованию мышечной ткани.

Цвет мяса может зависеть от сочности, хотя это не обязательно. Для научных целей определение цвета мяса по цветным стандартам или с помощью колориметрии не дает удовлетворительных результатов.



Рис. 116. Тазобедренная часть и поперечный разрез через поясницу у откармливаемых на мясо ягнят в возрасте 125 дней (вес около 35 кг): — слева — чистопородная лейнская овца; справа — помесь от промышленного скрещивания овцематки той же породы с бараном немецкой черноголовой мясной породы (по Харингу, Лейдольфу и Шольце, 1954).

В Дании с 1954 г. в балльную оценку качества мяса включен и цвет мяса. По данным Томсена (1957), 12% животных имеют слишком бледную окраску длиннейшего мускула спины, поэтому животноводам рекомендуется теперь вести селекцию и на окраску мяса.

Под названием «дегенерация мышц» известно явление, которое характеризуется особо бледной окраской мяса, высоким выделением влаги и распадом мяса на отдельные мышечные пучки. Такая мышечная ткань имеет кислый и терпкий запах и, согласно Л ю д в и г с е н у (1954, 1955), отличается повышенным содержанием молочной кислоты. В связи с этим возрастает значение измерения рН мяса путем электрофореза как объективной основы для селекции.

IX. Консистенция и цвет жира

Твердость спинного сала у свиней измеряли в различных опытах с помощью йодного числа и показателей склерометра по методу М а н г о л ь д а. К л и ш (1943) сумел установить статистически достоверные породные различия в консистенции сала между немецкой длинноухой и немецкой короткоухой породами свиней: немецкая длинноухая порода (204 пробы) имела более мягкое сало и йодное число 61,54; у немецкой короткоухой (88 проб) было более твердое сало и йодное число 75,11.

Сходные результаты были получены и автором в 1949—1950 гг. при сравнении корнуэльской и немецкой короткоухой пород и их помесей.

| Порода | Йодное число | Показатель склерометра |
|---|--------------|------------------------|
| Корнуэльская | 63,5 | 5,9 |
| Немецкая короткоухая | 58,9 | 10,6 |
| Корнуэльская × немецкая короткоухая | 62,6 | 8,6 |

Различия в твердости спинного сала, как породный признак, определенно связаны с темпом роста. Медленно растущие свиньи имеют более мягкий жир, нежели быстро растущие. В одном из дальнейших опытов, проведенных автором, примерно половина полных братьев и сестер из помесей корнуэльской и немецкой короткоухой пород, а также от их помесей благодаря повышенной норме белков в корме стала развиваться значительно быстрее, в то время как у другой половины потомства, которая получала меньше белка, развитие замедлилось. При сравнении двух групп полных братьев и сестер (по 7 голов в каждой группе) были получены следующие результаты.

| | Группа А (быстрый рост) | Группа Б (замедленный рост) | В % к группе А |
|----------------------------------|-------------------------------|-----------------------------------|-------------------|
| Привес, г | 602 | 501 | 83 |
| Показатель склерометра | 8,47 | 4,54 | 54 |
| Йодное число | 57,4 | 63,5 | 107 |

Различная норма белка обуславливает одинаковое изменение привеса и йодного числа. Показания склерометра отклоняются сильнее.

При селекции очень важно знать, что отбор на быстрый рост одновременно приводит и к улучшению консистенции жира.

Наследование окраски внутреннего жира у крупного рогатого скота является предметом ожесточенных дискуссий. Известно, что у джерсейского скота жир имеет желто-розовую окраску. Нежелателен темно-желтый цвет жира у скота, откормленного на пастбище. У скота, откармливаемого при стойловом содержании, желателен белый жир.

Опыты по наследованию окраски жира у кроликов проводились К а с т л е м (1926). Обычно окраска жира у кролика белая, однако она может быть

и желтой в зависимости от наследственных задатков и кормления. Предрасположение к отложению жира желтой окраски наблюдается только при поедании зеленого корма, причем белая окраска жира доминирует над желтой. Фактор желтого жира лежит в той же хромосоме, что и фактор шиншилла. Сцепление определяется 14,4% кроссинговера.

Подобные генетические исследования в мясном скотоводстве до сих пор неизвестны.

Желтая окраска жира у овец в Исландии обусловлена, по данным Зонна (Кастли Мор, 1934), по-видимому, простым рецессивным геном и ведет себя так же, как и у кролика.

Х. Соотношение между типом телосложения, способностью к откорму и убойными качествами как основа для селекции по мясной продуктивности

Получить представление о более глубоких связях, существующих между типом телосложения, мясной продуктивностью и убойными качествами, позволяют результаты исследования, которые проводил Винчестер (1956) на однояйцевых близнецах различных мясных пород крупного рогатого скота. Из каждой пары близнецов одно животное в качестве контроля откармливали нормально, другое же начиная с 6 месячного возраста содержали в течение 3—4 месяцев на таком скудном рационе, что его рост прекращался. После этого оба близнеца каждой пары переводились на одинаковый полный откормочный рацион. Тот из близнецов, у которого было приостановлено развитие, достиг к концу откорма веса другого близнеца (табл. 23).

Таблица 23

Способность к откорму, тип телосложения и убойные качества однояйцевых близнецов при неодинаковых методах откорма

| Показатель | Бычки молочной порtgорнской породы | | Абердин-ангусские телочки | | Помесные телочки герефорд x шортгорн | | Абердин-ангусские телочки | |
|--|------------------------------------|------|---------------------------|------|--------------------------------------|------|---------------------------|------|
| | № 30 | № 29 | № 19 | № 20 | № 31 | № 32 | № 28 | № 27 |
| Возраст к концу откорма, дни | 770 | 770 | 757 | 757 | 701 | 701 | 653 | 653 |
| Вес к концу откорма, кг | 595 | 567 | 387 | 372 | 453 | 452 | 444 | 439 |
| Убойный выход, % | 60 | 60 | 63 | 63 | 64 | 62 | 60 | 60 |
| Суточный привес за весь период, г | 767 | 717 | 504 | 481 | 622 | 627 | 667 | 599 |
| Промеры, см | | | | | | | | |
| Высота в холке | 135 | 133 | 112 | 110 | 118 | 118 | 114 | 113 |
| Длина туловища | 149 | 149 | 126 | 128 | 137 | 136 | 133 | 134 |
| Обхват груди | 198 | 193 | 180 | 175 | 184 | 182 | 179 | 178 |
| Ширина зада | 51 | 50 | 46 | 44 | 50 | 48 | 47 | 46 |
| Площадь длиннейшего мускула спины, см ² | 31,0 | 32,8 | 34,8 | 31,0 | 35,6 | 37,1 | 27,9 | 26,9 |
| Состав туши, % | | | | | | | | |
| Мышцы | 52,1 | 53,0 | 50,2 | 50,4 | 52,9 | 53,4 | 53,4 | 51,6 |
| Жир | 30,9 | 29,4 | 35,9 | 34,4 | 32,9 | 31,2 | 31,2 | 32,6 |
| Кости | 16,9 | 17,9 | 13,9 | 15,2 | 14,2 | 15,3 | 15,5 | 15,7 |
| Химический состав длиннейшего мускула спины, % | | | | | | | | |
| Вода | 71,2 | 69,7 | 63,2 | 66,2 | 70,4 | 70,1 | 72,3 | 71,7 |
| Белок | 21,2 | 21,0 | 20,1 | 20,9 | 21,5 | 21,6 | 22,2 | 21,6 |
| Жир | 5,9 | 7,5 | 15,3 | 11,6 | 6,2 | 6,4 | 3,2 | 4,2 |

С нашей точки зрения, очень важен тот факт, что между животными разных пород различия в привесах за весь период откорма очень велики, в то время как между животными одной породы они незначительны.

Самый высокий суточный привес (в среднем 742 г) был у близнецов № 30/№ 29. Это были бычки молочной шортгорнской породы, приблизительно одинакового возраста с близнецами № 19/№ 20 абердин-ангусской породы, однако на 23 см выше в холке и на 20 см длиннее (из за своего большого роста они являются относительно самыми короткими — 111,2%); они же имели самые большие обхват груди и ширину зада. В составе туши у них отмечается большая доля мышц при наименьшем отложении жира, а также самое высокое содержание костей, хотя в среднем они тяжелее на 201 кг.

Чистопородные телки-близнецы № 19/№ 20 абердин-ангусской породы имели наименьший суточный привес — в среднем 493 г. Высота в холке у них наименьшая, в связи с чем они имели самый высокий убойный выход — 63%.

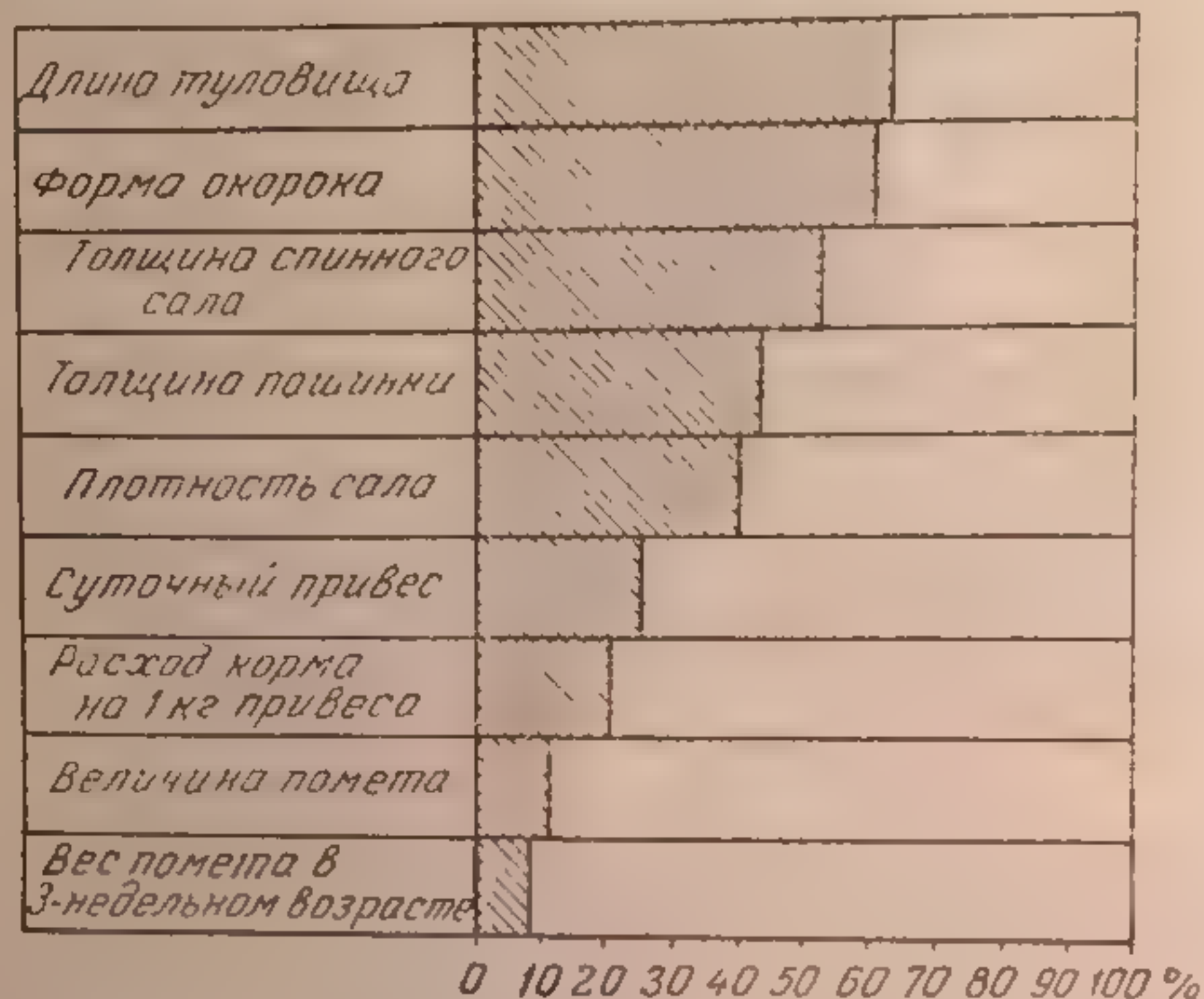


Рис. 117. Доля наследственности (%) в общей изменчивости важнейших хозяйственно полезных признаков свиньи. Изучалось на основе данных шведских контрольно-откормочных станций (по Иоганссону, 1955).

с 3,2—4,2% у более молодых, но более крупных чистопородных близнецов № 38/№ 37 той же абердин-ангусской породы.

У пары близнецов № 31/№ 32 (геррефорд × шортгорн) имеется явное преимущество в весе перед близнецами № 15/№ 20. Первые крупнее, длиннее и шире и имели благодаря большой площади длиннейшего мускула спины самое высокое содержание мяса в туше. Весили они почти столько же, сколько более молодые по возрасту близнецы № 38/№ 37 (чистопородные абердин-ангусы), лишь незначительно превосходящие их по привесам. Близнецы № 38/№ 37 отличаются от близнецов № 19/№ 20 той же породы прежде всего большей относительной длиной туловища (117%), благодаря чему при небольшой поверхности длиннейшего мускула спины они имели такую же долю мышечной ткани, как и быстрорастущие мясные типы с относительно невысокой степенью ожирения.

Для успешного отбора внутри популяций очень важно знать, определяется ли изменчивость желательного признака в большей степени наследственными задатками или окружающей средой. На эту связь селекции с эффективностью использования корма или мясной продуктивностью у свиньи неоднократно указывал автор; Иоганссон (1955) выразил это графически на рисунке 117.

Многочисленные исследования с целью определения тесной корреляции между абсолютными и относительными промерами туловища (прижизненная оценка) и некоторыми физиологическими особенностями крупного рогатого

Но они были также и самыми короткими и поэтому, несмотря на большую площадь длиннейшего мускула спины, уступают остальным породам в доле мышц, имея только 50% мышечной ткани по сравнению с 53% у всех остальных пар. Зато у них самое высокое содержание жира — 35,2% по сравнению с 30% у пары близнецов № 30/№ 29. Химический состав длиннейшего мускула спины усиливает эти сложные взаимосвязи между невысоким привесом, незначительным ростом, неудовлетворительным образованием мышц и повышенным образованием жира. Длиннейший мускул спины содержит 15,3—11,6% жира по сравнению

скота, как продукция молочного жира, скорость роста или мясная продуктивность, не дали каких-либо приемлемых результатов (Шроде и Лаш, 1947). Автор с сотр., Харинг (1949), Шааф (1951), Шток (1955), Воде (1956) пытались установить зависимость между содержанием мяса или жира в туше свиньи и промерами туловища живого животного. Если даже при случае были получены результаты, казавшиеся довольно убедительными, особенно по высоте в холке, а также по глубине и ширине груди¹, то вычисленные корреляции были настолько низкими, что не могли служить основой для селекции на мясную продуктивность по экстерьеру. Самое опасное несоответствие заключается в том, что корреляция, высокодостоверная для одной популяции (ограниченной породной принадлежностью и племенной целью), оказывается непригодной для другой. Достаточно вспомнить о зависимости между длиной таза и содержанием жира и мяса в окороке или о значении объема хвоста как критерия мясности.

Использование индекса типа телосложения для оценки мясного скота также не привело к желаемому результату.

При таком подходе следует всегда иметь в виду, что речь идет о фенотипических корреляциях. Отбор по одному признаку при коррелятивно связанном другом признаке приводит только тогда к успеху, когда в основе этой фенотипической корреляции лежит генетическая.

Тем более возрастает значение генетической корреляции, которое в формулировке Клаузена (1955) сводится к тому, что очень опасно изменять путем селекции один какой-либо признак, не учитывая того, какие еще признаки могут при этом измениться произвольно. Здесь он, разумеется, имеет в виду генетические корреляции между длиной туловища, толщиной спинного сала, формой окорока, а также мясностью и оплатой корма.

Таким образом, генетические корреляции, существующие между различными признаками, ограничивают эффективность селекции. Они могут проявиться или в виде плеiotропии (одинаковые наследственные задатки участвуют в выражении различных признаков), или в виде сцепления генов.

¹ В. Розенхан (1957) нашел на материале контрольной станции по откорму скота во Франкенфорсте (Бонн) положительную зависимость между глубиной груди и толщиной хребтового сала и подтвердил выявленную автором в 1949 г. зависимость между глубиной груди и содержанием жира в туше. Это противоречит мнению П. Шмидта (1935), который считает, что в племенной работе следует стремиться к относительно большой глубине груди.

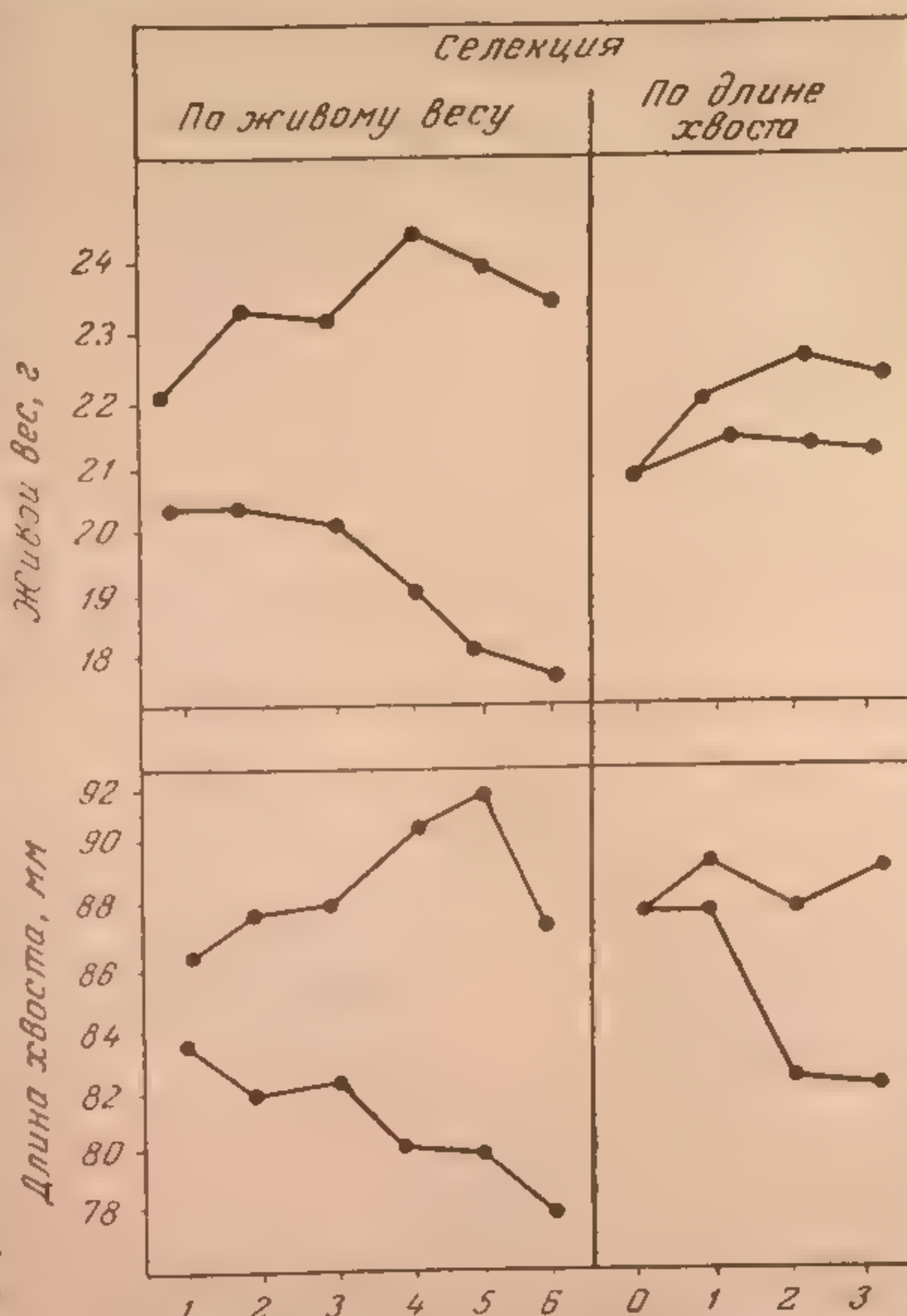


Рис. 118. Генетическая корреляция между живым весом и длиной хвоста у мыши: слева — отбор по высокому (низкому) весу ведет к увеличению (или соответственно уменьшению) длины хвоста; справа — отбор по большей (меньшей) длине хвоста ведет к увеличению (уменьшению) веса (по Фалконеру, 1954).

Это относится не только к генетической зависимости между телосложением, мясной продуктивностью и убойными качествами, но по меньшей мере в такой же степени к отрицательной зависимости между признаками, желательными для мясного типа, и объединенными в комплексе «племенная продуктивность» полезными качествами родителей (например, плодовитость, молочная продуктивность, конституция).

Если между двумя признаками существует положительная генетическая корреляция и речь идет о желательных признаках, то эффективность селекции при отборе по обоим признакам усиливается. Если же один из признаков нежелателен, то в селекцию по одному признаку автоматически включается и нежелательный признак. Тогда нужно вести селекцию по констелляции генотипов, которые, если принимать во внимание оба признака, представляют собой наиболее ценную с экономической точки зрения комбинацию. То же относится и к отрицательным генетическим корреляциям.

Характер воздействия положительной генетической корреляции очень наглядно продемонстрировал Ф а л к о н е р (1954) в опыте по селекции мышей. Проводившаяся в одной линии селекция на высокий и низкий вес в 6-недельном возрасте, которая длилась 6 поколений, привела к изменению длины хвоста (в сторону большей или меньшей длины хвоста). Селекция на длину хвоста в другой линии привела соответственно к изменению веса тела (большему или меньшему весу) (рис. 118).

Вычисленные коэффициенты генетической корреляции составили в первом опыте 0,62, во втором — 0,57, то есть приблизительно совпали. Эти данные подтверждают не только существование генетических корреляций, но и то, что между формой (здесь длина хвоста) и полезной продуктивностью (здесь вес тела) могут существовать генетические корреляции, имеющие очень большое значение для селекции. Поэтому мы приводим здесь все известные до сих пор коэффициенты генетических корреляций между важнейшими показателями убойных качеств свиней (Ф р е д и н, 1953):

| | | |
|---|--------|--------|
| длина туши: толщина спинного сала | 0,267 | -0,42* |
| длина туши: толщина брюшного сала | +0,20* | |
| длина туши: доля окорока, % | 0,225 | |
| длина туши: доля лопатки, % | 0,017 | |
| длина туши: расход корма | +0,018 | |
| толщина спинного сала: толщина сала на лопатке | +0,653 | |
| толщина спинного сала: толщина поясничного сала | +0,740 | |
| толщина спинного сала: толщина брюшного сала | -0,45* | |
| толщина спинного сала: доля окорока, % | -0,360 | |
| толщина спинного сала: доля лопатки, % | 503 | |
| толщина спинного сала: расход корма | 0,011 | |
| доля окорока, % : доля лопатки, % | +0,194 | |
| доля окорока, % : расход корма | -0,086 | |
| площадь поясничной мышцы: длина туши | -0,166 | |
| площадь поясничной мышцы: толщина спинного сала | -0,077 | |
| площадь поясничной мышцы: толщина сала на лопатке | -0,161 | |
| площадь поясничной мышцы: доля окорока, % | +0,273 | |
| площадь поясничной мышцы: доля лопатки, % | +0,167 | |
| площадь поясничной мышцы: расход корма | -0,128 | |

* По Иоганссону и Коркману.

Л И Т Е Р А Т У Р А

- A h l v e r s G., Die wirtschaftlichen Grundlagen des Zuchtzieles der hannoverschen Warmblutzucht, Diss. Univ. Göttingen, 1955.
 A n g e l H. et P o l y J., Facteurs affectant le poids à la naissance des veaux, *Ann. de l'Inst. National de la Recherche Agron.*, 5, 81—95, 1956.
 B a t e s o n, Trotting and pacing, *Science* 5, 909, 1907.
 B a r t s c h K. H., Vergleichende Untersuchungen über Jugendentwicklung und Typzugehörigkeit vier verschiedener nordwesteuropäischer Milchviehrassen, Diss. Rostock, 1951.
 B o n n i e r G., Samspelet mellan arv och miljö i nötkreatursproduktionen, belyst genom twillingsstudie, *Kung. Lantbruksakad. Tidskr.*, 85, 221—239, 1951.

- Castle E. W., Studies of color inheritance and of linkage in rabbits, Carn. Inst. of Washington, Publ. 337, 1926.
- Castle E. W. and Mohr O. L., Yellow fat in sheep, *J. Heredity*, 25, 246—247, 1934.
- Clausen H. J., Züchterische Maßnahmen zur Verbesserung von Mastleistung und Schlachtqualität beim Schwein; *Landwirtschaftlich Angew. Wissenschaft*, 48, «Zeitfragen der Schweinezucht», Verl. Hiltrup, 1955.
- Cole L. J. and Johansson I., Inheritance in crosses of Jersey and Holstein-Friesian with Aberdeen Angus cattle III. Growth and body type, milk yield and butterfat percentage, *Americ. Naturalist*, 82, 265—280, 1948.
- Dawson W. M., Philips R. W. and Black H. W., Birth weight as a criterion of selection in beef cattle, *J. Animal Sci.*, 6, 247, 1947.
- Dawson W. M., Yao T. S. and Cook A. C., Heritability of growth, beef characters and body measurements in milking Shorthorn steers, *J. Animal Sci.*, 14, 208—217, 1955.
- Dickerson G. E., Composition of hog carcasses as influenced by heritable differences in rate and economy of gain, *Ames, Iowa Res. Bull.*, 354, 1947.
- Falconer D. S., Validity of the theory of genetic correlation, *J. Heredity*, 45, 1954.
- Freedeen H. T., Genetic aspects of Canadian bacon production. Dep. Agr. Ottawa, Publ. 889, 1953.
- Gregory K. E., Blunn C. T. and Baker M. L., A study of some of the factors influencing the birth and weaning weight of beef calves, *J. Animal Sci.*, 9, 338—346m 1950.
- Gregory P. W. and Carroll F. D., Evidence for the same dwarf gene in Hereford, Aberdeen-Angus and certain other breeds of cattle, *J. Heredity*, 47, 106—111, 1956.
- Hammond J., Beef production, *J. Farmers' Club*, Part 8, 123—128, 1955.
- Hankins O. G., Bradford Knapp Jr. and Philips R. W., The musclebone ratio as an index of merit in beef and dualpurpose cattle, *J. Animal Sci.*, 242—49, 1943.
- Haring F., Der Einfluß des Begattungszeitpunktes während der Rauschzeit beim Schwein auf den Befruchtungserfolg und das Geschlechtsverhältnis der Ferkel, *Züchtungskunde*, 12, 1—19, 1937.
- Haring F., Mast- und Schlachteigenschaften und ihre Beziehung zum Typ verschiedener Schweinerassen und deren Kreuzungen, *Kühn-Archiv*, 62, 76—215, 1949.
- Haring F., Typ und Nutzungsrichtung in der Schweinezucht dargestellt an Cornwals, Edelschweinen und deren Kreuzungen, *Tierzucht*, 8, 1—8, 1949.
- Haring F., Gruhn R. und Schaaf A., Nachweis der erblichen Abhängigkeit der Nutzungsrichtung beim Schwein durch Mast- und Schlachtversuche an Wurfgeschwistern verschiedenrassiger Väter, *Mitt. DLG.* 3, 158—162, 1950.
- Haring F. und Gruhn R., Größenwuchs als Maßstab für Wachstumsrhythmus, Futteraufwand und Schlachtwert, untersucht an verschieden großen Kaninchenrassen (I. Mitt.), *Arch. Tierernährung* 2, 177—190, 1952.
- Haring F., Leydolph W. und Scholze F., Lämmermastversuch mit verschiedenen Schafrassen, *Züchtungskunde*, 26, 36—45, 1954.
- Haring F. und Gruhn R., Erblich bedingte Mast- und Schlachtleistungen europäischer Schweinerassen unterschiedlicher Stoffwechselrichtung in Reinezucht und Kreuzung, *Z. Tierz. u. Züchtungsbiologie*, 62, 367—390, 1954.
- Haring F., Groenewold H. und Gruhn R., Bericht über die Nachkommenprüfung von Bullen des schwarzbunten Niederungsrindes in Loga (Ostfriesland) 1954/55, *Z. Tierz. u. Züchtungsbiologie* 68, 99—154, 1956.
- Haring F. und Wode E., Schlachteigenschaften von veredelten Landschweinen unterschiedlicher Typzugehörigkeit, *Schweinezucht u. Schweinemast*, 4, 80—82, 96—98, 1956.
- Haring F., Nachkommenschaftsprüfung auf Fleischbildung und Schlachtwert bei Schwein, Rind und Schaf, *Züchtungskunde*, 29, 53—75, 1957.
- Haring F., Gruhn R. und Taeger E., Nachkommenschaftsprüfung auf Mastleistung und Schlachtwert beim Rind, *Züchtungskunde*, 30, 101—108, 148—155, 1958.
- Haring F. und Gruhn R., Kombination von Milchfettleistung und Fleischbildungsvermögen. Ziel züchterischer Maßnahmen beim Angler Rind, *Bauernblatt f. Schleswig-Holstein*, 13, 1128—1132, 1186—1189, 1958.
- Herre W., Ziele und Grenzen in der Beurteilung landwirtschaftlicher Nutztiere, *Schriftenreihe der Landwirtschaftlichen Fakultät der Universität Kiel*, 3, 101—126, 1950.
- Johansson I., Korkman N., A study of the variation in production traits of bacon pigs, *Acta Agric. Scandinavica*, 1, 62—96, 1950.
- Johansson I., Die Vererbung quantitativer Eigenschaften beim Haustier, *Schriftenreihe der Landwirtschaftlichen Fakultät der Universität Kiel* 5, 3—22, 1951.
- Johansson I., Genetik und Tierzüchtung, *Z. Tierz. u. Züchtungsbiologie*, 66, 1—16, 1955.
- Klatt B., Konstitution und Vererbung beim Haustier in metrisch-anatomischer Betrachtung, *Z. Tierz. u. Züchtungsbiologie*, 66, 323—332, 1956.
- Kliesch J., Untersuchungen an Fleisch- und Speckproben von Edelschweinen und veredelten Landschweinen unter besonderer Berücksichtigung der Fetteigenschaften, *Z. Tierz. u. Züchtungsbiologie*, 29, 351—423, 1934.
- Kliesch J. und Bankwitz-Silber E., Röntgenologische Untersuchungen über den Zusammenhang zwischen Körperlänge, Wirbelzahl und Wirbelgröße an Ferkeln im Alter von 7—10 Tagen, *Züchtungskunde*, 28, 208—211, 1956.
- Knapp B. J. und Nordskog A. W., Heritability of growth and efficiency in cattle, *J. Animal Sci.*, 5, 62—64, 1946.

- K n a p p, Bradford Jr. and Clark R. T., Revised estimates of heritability of economic characteristics in beef cattle, *J. Anim. Sci.*, 9, 582—587, 1950.
- K o c h R. M. and Clark R. T., Genetic and environmental relationship among economic characters in beef cattle. I. Correlation among paternal and maternal half sibs, *J. Animal Sci.*, 14, 775—785, 1955.
- K u s n e r H. F., Factors determining the birth weight of calves and its role in selection, *Animal Breed. Abstr.*, 4, 412, 1936.
- K ü s t D., Zwillingsfohlen, *Tierzüchter*, 1, 127, 1949.
- L a n g l e t J., Gravert H. O. und Papenfuss S., Jungbullenmast auf Kraftfutterbasis, *Futter u. Fütterung*, 9, 33—35, 1958.
- L a u p r e c h t E., Über die Vererbung körperlicher Merkmale beim Rind, *Züchtungskunde*, 5, 241—262, 1930.
- L a u p r e c h t F. und Walter E., Über den Erblichkeitsanteil beim Schwein. (Eine Zusammenstellung der h^2 -Werte zur FAO-Tagung, Kopenhagen), 1957.
- L ö w e H., Vererbung einzelner Körpermerkmale beim Pferd, *Züchtungskunde*, 20, 1948.
- L u d v i g s e n J., Undersøgelser over såkaldte «muskeldegeneration» hos svin. I. 272, *Beretn. fra forsøgslaboratoriet*, Kopenhagen, 1954.
- L u d v i g s e n J., Undersøgelser over den såkaldte «muskeldegeneration» hos svin. II, III u. IV. 278, 279 u. 284. *Beretn. fra forsøgslaboratoriet*, Kopenhagen, 1955.
- O n t a r i o / G u e l p h, Advanced Registry Board for beef cattle of Ontario. The Ontario Dep. of Agric. Circ., 1955.
- R o s e n h a n n W., Untersuchungen über Zusammenhänge zwischen Körperformen und Leistungen rheinischer Zuchtsauen und ihren der Mast- und Schlachtleistungsprüfung unterzogenen Nachkommen an Hand des Unterlagsmaterials der Mastprüfungsanstalt auf dem Versuchsgut Frankenforst der Universität Bonn, 1957.
- T u f f P. und Berge S., Vererbung der Wirbelanzahl und der Körperlänge beim Schwein, *Z. Tierz. und Züchtungsbiologie*, 35, 231—238, 1936.
- P l a n k v a n d e G. M., Ein Beitrag zur Untersuchung der Vererbung des Steppganges, *Z. Tierz. und Züchtungsbiologie*, 1, 91—95, 1924.
- S c h a a f A., Beziehungen zwischen Körper-, Skelett- und Schädelmassen und dem Ansatz von Fleisch und Fett beim Schwein, Diss. Univ. Rostock, 1951.
- S c h i l k e F., Das ostpreussische Warmblutpferd, *Aus Deutschen Zuchten* II. 7, Berlin, 1938.
- S c h m i d t J., Forsthoff H. und Winzenried W., Über Form und Leistung beim Schwein, *Züchtungskunde*, 10, 414—424, 1935.
- S c h u l z e W., Das Produktionsziel des deutschen Fleischschweines unter dem Einfluss des Fleisch-Grossmarktes, Diss. Göttingen, 1956.
- S h e l b y C. E., Clark R. T. and Woodward R. R., The heritability of some economic characteristics of beef cattle, *J. Animal Sci.*, 14, 372—385, 1955.
- S h e l t o n M., Miller J. C., Magee W. T. and Hardy W. T., A summary of four years work in ram progeny and performance testing, *J. Animal Sci.*, 13, 1954.
- S t o c k H., Beziehungen zwischen Erscheinungsbild und Schlachtwert beim Schwein unter besonderer Berücksichtigung der Form und des Verhältnisses des Fleisches zum Fett im Schinken, Diss. Göttingen, 1955.
- S t o n a k e r H. H. and L u s h J. L., Heritability of conformation in Poland China swine as evaluated by scoring, *J. Animal Sci.*, 1, 99—105, 1942.
- T o u c h b e r r y R. W., Genetic correlations between five body measurements, weight, type and production in the same individual among Holstein cows, *J. Dairy Sci.*, 34, 1951.
- T h o m s e n N., Schweinezucht und Mastleistungsprüfungen in Dänemark. Bericht FAO/FEZ-Tagung über Mastleistungsprüfungen an Schweinen 8, 13, Kopenhagen, 1957.
- U r i c k J., Flower A. E., Wilson P. S. and Shelby C. E., A genetic study in steer progeny groups during successive growth periods, *J. Animal Sci.*, 16, 1957.
- W e b e r F., Die statistischen und genetischen Grundlagen von Körpermessungen am Rind, *Z. Tierz. u. Züchtungsbiologie*, 69, 225—260, 1957.
- W e b l e r H., Untersuchungen über die Vererbung einiger Leistungseigenschaften in der Zucht des Gelben Höhenviehs in der Pfalz, Diss. Göttingen, 1957.
- W i l s o n F. S., Urick J. and Flower A. E., Genetic studies of steers progeny groups slaughtered following three successive feeding managements, *J. Animal Sci.*, 13, 965, 1954.
- W i n c h e s t e r C. F. and Howe P. E., Relative effects of continuous and interrupted growth on beef steers, *U. S. Dep. Agr. Techn. Bull. № 1108*, 1955.
- W i n c h e s t e r C. F. and Ellis N. R., Delayed growth of beef cattle, *U. S. Dep. of Agr. Techn. Bull. № 1159*, 1956.
- W i t t M., 10 Jahre Max-Planck-Institut für Tierzucht und Tierernährung Mariensee, Trenthorst. Hildesheim, 1957.
- W o d e E., Beitrag zur wirtschaftlichen und marktgerechten Erzeugung von Fleischschweinen, *Landwirtschaftlich angewandte Wissenschaft*, H. 74, Hiltrup, 1956.
- W o o d w a r d R. R., Clark R. T., The repeatability of performance of several Hereford sires as measured by progeny record, *J. Animal Sci.*, 9, 588—592, 1950.
- W r i g h t S., The effects of inbreeding and crossbreeding on guinea pigs. II. Differentiation among inbred families, *U. S. Dep. of Agr. Bull. № 1090*, 1922.
- W r i g h t S., General, group and special size factors, *Genetics*, 17, 603—619, 1932.
- Z i m m e r m a n n W., Untersuchungen über Körperlänge und Wirbelkörpergröße bei Schweinen, *Züchtungskunde*, 29, 120—126, 1957.

ГЛАВА ОДИННАДЦАТАЯ

Шерстная продуктивность, качество руна и смушковые свойства шкур

Г. Б. К а р т е р

*Сельскохозяйственный научно-исследовательский совет,
отдел разведения животных, Эдинбург*

Вторичное открытие законов Менделя привело к тому, что ученые начали искать возможность применения их в различных отраслях животноводства, в том числе и в овцеводстве. Были открыты закономерности наследования некоторых важных признаков (например, наличие или отсутствие разлитой меланиновой пигментации руна), которые совпали с классической менделевской схемой. Однако тогда уже было ясно, что определить наиболее важные генетические детерминанты веса и качества руна будет не так легко. Представление о том, что большинство важных с экономической точки зрения качеств руна определяется не одним (или несколькими), а многими генами, а также понимание того, в какой степени их видимое действие может быть модифицировано, открыли пути статистическим исследованиям. Таким образом, в овцеводстве все большую роль начинает играть аналитический метод, который ведет свое начало от теории популяционной генетики, разрабатываемой за последнее тридцатилетие главным образом такими учеными, как С. Райт, Фишер, Холдейн, Лаш и Лернер. Основные положения популяционной генетики изложены в главе III. Значение этих положений для шерстного овцеводства трудно переоценить. Однако измерения длинны, тонины и других качеств руна, а также определение и описание его прочих свойств — задача очень трудоемкая и нередко трудно выполнимая в условиях мелкого овцеводческого хозяйства. Там, где шерстное овцеводство существует уже давно, популяции овец были, как правило, невелики и концентрировались в ограниченных районах в виде небольших стад. В странах, занимающихся производством шерсти, где общее поголовье овец велико и они распространены на большой территории, измерение руна и определение шерстной продуктивности овец считались раньше или вообще невозможными или ненужными. Одной из важнейших перемен, которые произошли в овцеводстве за последние 15 лет, это все большее использование этих крупных стад для проведения объективных измерений в соответствии с положениями популяционной генетики. Повсеместно растущая тенденция замены общей оценки качеств руна количественными измерениями для селекционных целей исходит из положений, разработанных в Германии Денером (1934, 1938) и Бигертом (1951), а в Швеции Иоганссоном (1937) и Скэрменом (1954).

Необходимость собирания и регистрации соответствующих количественных показателей потребовала создания особой организации или на базе союза животноводов и государственного ведомства или же при учебных или научно-исследовательских институтах. Личные записи животноводов можно было использовать для анализа наследования качеств руна лишь в крайне редких случаях.

В соответствии с требованиями статистической теории выявилась не только необходимость улучшения существующих, но и создания новых методов оценки и измерения руна. В одних случаях использовались методы измерения, применявшиеся в торговле шерстью, в других — разрабатывались особые методы (Т е р н е р, 1956). Широкое применение метрических методов для определения отдельных наиболее важных показателей качества руна вплоть до последнего времени наталкивалось на технические затруднения.

Можно сказать, что в настоящее время мы располагаем рациональными методами определения важнейших показателей качества руна и эти методы безусловно заслуживают внимания селекционеров, работающих в разных направлениях овцеводства.

Самыми значительными достижениями в овцеводстве за последние 20 лет следует считать:

а) общее признание и применение положений и методов популяционной генетики и

б) развитие и широкое применение количественной оценки качеств руна, позволяющей проверить эти методы и положения. Основополагающее значение имеет здесь постоянное накопление данных по наследуемости различных признаков и существующих между ними фенотипических, и в особенности генетических, корреляций. Эти данные легко получить для таких доступных для наблюдения, но не всегда самых ценных признаков, как вес невымытой шерсти, длина штапеля, качество и тип руна. В этой работе много вопросов осталось открытыми, поэтому в настоящее время в поисках более ясных и действенных критериев и эффективных методов измерения больше внимания уделяется деталям строения кожи и руна. До сих пор в опытах по селекции не уделялось достаточно внимания ряду признаков, оказывающих сильное генетическое влияние на вес и качество руна.

Известное потенциальное значение имеет тот факт, что за основу проведения многих ранее невозможных измерений можно взять группы волосяных фолликулов (К а р т е р, 1955).

В тесной связи с учением о группах фолликулов в Новой Зеландии велось в течение последних 25 лет изучение типов шерстных волокон (Д р а й с сотр., 1940).

На основе этих исследований возникли методы классификации и измерения руна, которые во многом способствовали развитию наших знаний о генетических факторах изменчивости руна. Они внесли и важную коррективу в общепринятое представление о полигенном характере всех существенных наследственных изменений, обуславливающих качество руна. Этим доказывается существование двух более крупных аутосомных генов (одного доминантного и одного рецессивного), каждый из которых в значительной мере определяет качество ягнячьего руна. породы ромни-марш в Новой Зеландии и обуславливает его огрубление во взрослом состоянии (Д р а й, 1955, в, с).

В данной главе мы рассмотрим генетические основы шерстной продуктивности, качество руна и смушковые свойства волосяного покрова овец, руководствуясь теми знаниями, которые были накоплены по отдельным направлениям овцеводства за последние 20 лет.

1. Наследование веса руна

Одной из первых легко выполнимых на практике оценок качества шерстной продукции является вес невымытого руна, состав и прочие свойства которого рассматривались в специальной главе (Д ё н е р [18]). Руно может быть так сильно загрязнено, что вес его без какой-либо предварительной промывки не может считаться генетическим признаком, определяющим продукцию чистой шерсти. Однако иногда фенотипическая корреляция между весом невымытой и мытой шерсти бывает достаточно высокой

($r = 0,9$), и тогда вес невытой шерсти можно принять за селекционный признак, так как в этих случаях генетическая корреляция также бывает высокой (0,6—0,7). При селекции на увеличение веса невытой или мытой шерсти в расчете на 1 овцу селекционер неизбежно сталкивается с полигенными признаками, возникающими из комплекса составляющих свойств, взаимодействие которых во многом определяется постоянной изменчивостью веса руна в стаде в пределах каждой породы. Изменчивость основных компонентов невытой шерсти внутри породы и между породами лежит приблизительно в пределах указанных здесь величин:

| | | | |
|----------------|--|---------------------|------------------------------|
| Грязная шерсть | Влага | 5—20 | Из окружающей среды 5—65% |
| | + Грязь | Органическая 0,5—30 | |
| | + Чистая шерсть | Неорганическая 2—35 | |
| | + Жир (преимущественно из солевых желез) | 20—80 | От животных 35—95% |
| | + Пот (из потовых желез) | 15—65 | |
| | | 3—30 | |

Отношения между этими основными компонентами аддитивные, или суммируемые.

Если мы рассмотрим вес чистой шерсти, представляющий самый большой интерес с точки зрения биологии и генетики, то увидим, что он складывается из следующих компонентов:

| | | | |
|---------------------------|-------------------------------------|--|--|
| Вес чистой шерсти (W) | Средний вес волокон (w) | Средняя длина волокна (l) | Высота штапеля |
| | | × | × |
| | | Средняя толщина волокна (a), где d — средний диаметр | поправочный коэффициент |
| | Общее число волокон на коже (N) | волокна = $\pi \frac{d^2}{4}$ | |
| | | Уд. вес кератина (δ) $\approx 1,3$ | |
| | | × | |
| | | Среднее число волокон на единицу поверхности кожи (n) | Бесскладчатая поверхность туловища G^k , где G — живой вес ($k \approx 2/3$) |
| | | × | + |
| | | Общая поверхность кожи, покрытой шерстью (S) | Увеличение поверхности кожи за счет складок |
| | | | — |
| | | | Необрослые участки кожи (конечности и др.) |

Эти взаимоотношения можно выразить следующей формулой:

$$W = l \cdot a \cdot \delta \cdot n \cdot S \quad (1)$$

или

$$\log W = \log l + \log a + \log \delta + \log n + \log S. \quad (2)$$

Существуют количественные методы для более или менее точного определения этих факторов, хотя в одном генетическом эксперименте редко приходится определять одновременно все компоненты W . Поэтому удовлетворительных показателей для важнейших генетических параметров этих компонентов имеется мало. Большинство из них основывается на непосред-

ственном определении или вытекает из какого-либо другого признака или ряда признаков.

Важнейшая количественная информация, на которую опирается большинство современных генетических исследований шерстной продуктивности, исчерпывается главным образом сведениями о весе грязной и выходе чистой шерсти, длине штапеля (а не отдельного волокна), «номере качества», или прядильных свойствах шерсти, и об одном или нескольких показателях живого веса овцы. Усиливается тенденция к компромиссному использованию показателя выхода чистой шерсти в расчете на единицу поверхности кожи ($\bar{w}/\square = \bar{l} \cdot \bar{a} \cdot \bar{\delta} \cdot \bar{n}$) в том случае, если по каким-либо причинам определить общий вес чистой шерсти (W) невозможно. Новейшие технические достижения позволяют довольно легко определять густоту руна (число волокон на единицу поверхности кожи). Этот важнейший признак все больше и больше используется в генетических анализах. Однако без достаточного числа экспериментов, в которых проводились бы объективные измерения основных переменных величин выхода чистой шерсти (W) с овцы (в особенности измерение средней длины (l) и густоты (n) волокон), нельзя получить научно обоснованные генетические детерминанты шерстной продуктивности.

При селекции на шерстную продуктивность важное значение имеют следующие типы изменчивости признаков:

- а) изменчивость между частями тела одной и той же овцы;
- б) изменчивость между отдельными овцами одного и того же стада.

Первый тип изменчивости важен для селекции по некоторым признакам, которые оказывают влияние на общее качество руна, на его зависимость от техники взятия пробы и, следовательно, на точность сравнения между овцами. Фенотипическая изменчивость между овцами одного стада служит, конечно, важным вспомогательным материалом в работе селекционера. Она является результатом взаимодействия наследственности и среды и, в известной степени, результатом взаимодействия «ген—среда». К постоянным и непостоянным источникам изменчивости, обусловленной окружающей средой, принадлежит целый ряд различных более или менее общих для всего стада факторов как связанных, так и не связанных с кормлением в период роста и развития руна. Имеется много и других источников изменчивости, которые следует рассматривать как присущие данной особи компоненты окружающей среды, например: ее возраст, возраст матери, одноплодность или многоплодность, степень инбридинга и т. д. Некоторые из них, по-видимому, влияют на повторяемость отдельных показателей признака. К источникам генетической изменчивости относятся и аддитивные факторы, ценные в более узком смысле при определении степени наследуемости признака, а также неаддитивные, основанные на явлениях доминирования и эпистаза. В отношении большинства свойств руна до сих пор считалось, что доля аддитивной изменчивости в общей генетической изменчивости представляет собой единственно важный фактор изменчивости в шерстном овцеводстве. Взаимодействие генотипов и окружающей среды даже там, где оно доказано внутри одного или между несколькими стадами, очевидно, не играет существенной роли. Однако в некоторых случаях взаимодействие генотипов и окружающей среды может иметь и более важное значение для сравнительного определения продуктивности отдельных линий или пород, в особенности в разных условиях среды.

Перспективность селекции по весу руна или его основным компонентам можно определить из приведенных ниже коэффициентов вариаций, полученных главным образом на материале овцематок в возрасте 12 месяцев, которые происходят из стад, укомплектованных тонкорунными породами и их помесями, а также породами со смешанной шерстью.

Для некоторых признаков размах изменчивости по фенотипу очень велик и в отдельных стадах бывает значительно больше, чем в других. Это можно отчасти объяснить относительной зависимостью этих признаков от влияний окружающей среды и отчасти тем, в какой мере проводилась селекция по этим признакам в пределах стада.

Показатели (коэффициенты) наследуемости можно рассматривать на этом общем фоне наблюдаемой изменчивости. По-видимому, сейчас уже мы имеем достаточно веское доказательство того, что коэффициенты наследуемости веса немытой шерсти, установленные в различных условиях окружающей среды и для различных пород, довольно высоки. То же относится и к другим признакам шерстной продуктивности. Большинство опубликован-

Таблица 1

| Признак | Коэффициент вариации (внутри стада) | Вычисленный коэффициент наследуемости |
|--|-------------------------------------|--|
| Вес невыттой шерсти на одну овцу | 10—17 | 0,1—0,2 * |
| Выход чистой шерсти в расчете на одну овцу | 10—17 | 0,3—0,6 ** |
| Выход чистой шерсти в расчете на ед. поверхности кожи | 9—22 | 0,4—0,6 не вычислен, предположительно 0,3+ |
| Вес жира на единицу поверхности кожи | 15—32 | |
| Вес пота » » » » | 15—40 | |
| Выход чистой шерсти, % | 2—8 | |
| Выход жира, % | 12—28 | |
| Выход пота, % | 10—50 | 0,3—0,7 |
| Длина штапеля за единицу времени | 8—14 | |
| Количество извитков на единицу длины штапеля | 10—23 | 0,4—0,5 |
| Диаметр волокна | 6—9 | 0,2—0,5 |
| Число волокон на единицу поверхности кожи | 16—25 | 0,4—0,6 |
| Число фолликулов в расчете на единицу поверхности кожи | 10—25 | 0,6—0,8 |
| Соотношение первичных и вторичных фолликулов (S/P) | 10—26 | 0,6—0,8 |
| Складчатость кожи | 22—48 | 0,2—0,5 |
| Живой вес | 8—12 | 0,3—0,5 |

* Для новозеландских овец породы ромни-марш

** Для тонкорунных овец.

ных данных касается регрессий родителей на потомство и в основном относится к мериносам и родственным им тонкорунным породам в странах, производящих шерсть. Интересное исключение представляют новозеландские овцы породы ромни-марш, у которых наследуемость веса руна, наоборот, очень низка (0,1—0,2). Так как эти показатели были одними из первых, полученных для веса руна, то было высказано туманное предположение о том, что этот признак, по-видимому, нелегко поддается влиянию селекции. И в самом деле, по невыясненным причинам новозеландские овцы породы ромни-марш до сих пор остаются исключением. Вполне возможно, что и некоторые другие породы со временем будут иметь такие же низкие показатели наследуемости этого признака. Морли (1951) предполагает три возможные причины:

а) в зоне разведения этой породы могли произойти большие изменения окружающей среды;

б) селекция на вес руна была длительной и эффективной, и генетическая изменчивость могла быть сведена к низкому уровню;

в) предшествующая селекция на повышение частоты желательных генов не была эффективной до такой степени, когда важную роль начинает играть генетическая изменчивость.

Из всех этих причин наиболее вероятной Морли считал первую, но Рей (1956) возражает против всех трех. В данном случае необходимо, очевидно, полный генетический анализ всех компонентов веса руна, чтобы разрешить эту загадку. Порода ромни-марш обладает длинной шерстью, и в Новой Зеландии в общем в благоприятных условиях окружающей среды давно уже велась селекция на улучшение продукции шерсти по таким легко определяемым показателям, как тони́на (\bar{a}) и длина (\bar{l}) волокна. Если же учитывается такой признак, как густота шерсти (число волокон на единицу поверхности кожи), то здесь нельзя было добиться успеха, во-первых, потому что невозможно измерить этот показатель в условиях обычного хозяйства, и, во-вторых, потому что цель селекции была здесь, по-видимому,

более ограниченной, чем по отношению к тонкорунным породам (Картер, 1955). Возможно, что высокую наследуемость настрига шерсти обнаруживают там, где по той или другой причине отмечается высокая генетическая изменчивость по меньшей мере одного или четырех основных хорошо наследуемых компонентов, определяющих вес чистой шерсти (l , a , n , S). Так, например, у мериносов и родственных им тонкорунных пород (типа меле, корридель) к числу наиболее важных факторов, определяющих вес руна, следует отнести густоту шерсти. Применительно к уэльской горной породе (Дони, 1956) с величиной наследуемости веса руна 0,7 доля влияния на настриг шерсти фактора густоты значительно слабее (предположительно меньше, чем у ромни-марш); но так как ни по одному из качеств, определяющих вес шерсти, особая селекция не производилась, то внутри этой породы возможна значительная изменчивость длины (\bar{l}) и тонины (\bar{a}) основного волокна.

Показатели наследуемости для выхода чистой шерсти были вычислены только для мериносов и родственных им тонкорунных пород. Они значительно выше, чем соответствующие показатели для веса невыттой шерсти (в пределах 0,4—0,6). Для признаков, из которых складывается вес руна, эти показатели наследуемости менее надежны, хотя обнаруживают тенденцию к довольно высоким значениям. По складчатости кожи показатели варьируют, в зависимости от породы, от низких, близких к нулю, для пород с бесскладчатой кожей (например, корридель) до высоких — около 0,5— для мериносов и родственных им тонкорунных пород. По длине штапеля показатели для тонкорунных пород выше (0,3—0,6), чем для ромни-марш (0,3—0,4). В определениях показателей наследуемости для горной уэльской породы (0,7), отличающейся особенностями строения руна, ошибка, по-видимому, велика. До сих пор не были опубликованы данные о непосредственных измерениях длины шерстных волокон. В больших стадах, где возможны вычисления наследуемости, диаметр волокна измеряли редко. Опубликованные показатели 0,2—0,5 относятся к мериносам и родственным им породам. Более обычными являются определения точных показателей «класса качества», которые имеют лишь какое-то незначительное отношение к тонине шерстного волокна. Показатели наследуемости этого признака (0,3—0,4) установлены у мериносов и породы ромни-марш. Густота шерсти (количество волокон на единицу поверхности кожи) до настоящего времени не определялась экспериментально и в больших масштабах; показатель наследуемости этого признака (0,4—0,6) был вычислен для различных типов австралийских мериносов. Для других пород эти показатели неизвестны. Наследуемость густоты фолликулов определялась только в одном стаде мериносов по пробам кожи: она составила 0,8 и была получена путем вычисления корреляции между полусестрами в стаде, где насчитывалось 500 овцематок 12-месячного возраста, происходящих от 22 отцовских групп. Наследуемость соотношения первичных и вторичных фолликулов (S/P) составила 0,76. В другом стаде мериносов Шинкель (личное сообщение) нашел наследуемость густоты фолликулов равной 0,62 или 0,65 и рассчитал соотношение S/P по 400 сравнениям родителей и потомков.

Таким образом, из всех имеющихся данных видно, что наследуемость настрига шерсти (веса невыттой и выттой шерсти) и его компонентов у мериносов и родственных им тонкорунных пород достаточно высока, чтобы обеспечить довольно быстрый сдвиг при селекции по любому из этих признаков. У нетонкорунных пород (например, ромни-марш) наследуемость веса руна далеко не всегда имеет высокие показатели, а следовательно, и перспективу на быстрое улучшение, хотя отдельные признаки (например, длина и тонина волокна) могут обнаруживать в некоторых стадах высокую наследуемость. Селекция на улучшение качеств шерсти никогда не ограничивается селекцией лишь по одному из показателей качества и не является основным критерием селекции по весу руна. Основные факторы, определяющие качество руна, в известной степени всегда включаются в программу разведения.

Поэтому раз-
личием или ха-
различия призна-

II. На

В I том
которых сла-
селекции. Ге-
простым, если
рые также вли-
и длине шер-
руна и т. д.)
шения выхода
средней длин-
в том смысле
ным для каж-
поводу того,
наибольшее
о которых з-
ценными при-
оказывают
ную стоимос-

Извито-
шее значени-
торговой кл-
ного показ-
точно наде-
быть ненад-
ставляет из-
при изучен-
рять (напр-
мости изв-
0,5. Соотве-
ды ромни-
Насл-
и формы
носов она
и 0,22 с
среды (Р-
верные о-
штапеля
также м-
наиболее
тическая
(—0,53),
«номеро-
ромни-м-
меринос-
почти де-
водилась
зывают,
высокой

Поэтому возможности увеличения настрига шерсти всегда ограничены направлением или характером многих генетических корреляций (плюс или минус) между признаками, определяющими настриг шерсти и ее качество.

II. Наследование признаков, определяющих качество руна

В I томе Дёнером [18] были описаны важнейшие признаки, из которых складывается качество шерсти, и указано на их общее значение для селекции. Генетическое улучшение настрига шерсти было бы относительно простым, если бы не было необходимости учитывать еще и те признаки, которые также влияют на общее качество шерсти (уравненность руна по тонине и длине шерстных волокон, волосистость, или медулляция шерсти, окраска руна и т. д.). Кроме того, не потеряла своей актуальности проблема повышения выхода чистой шерсти и получения соразмерного соотношения между средней длиной шерстного волокна, его толщиной и густотой шерсти (l , a , n) в том смысле, чтобы производство шерсти оставалось экономически выгодным для каждого животновода, каждой области или страны. Однако по поводу того, какие признаки или комбинации признаков будут оказывать наибольшее влияние при селекции, единого мнения не существует. Те, о которых здесь упоминается, не являются ни наиболее важными, ни равноценными при селекции на качество шерсти. Однако все они практически оказывают известное влияние на внешний вид, классификацию или рыночную стоимость невыстигнутой шерсти.

Извитость

Извитости штапеля, как показателю качества шерсти, придается большее значение, чем любому другому признаку. Этот признак лежит в основе торговой классификации шерсти и нередко используется в качестве основного показателя тонины волокна, хотя в этом смысле он не является достаточно надежным. Несмотря на то, что его фенотипические корреляции могут быть ненадежными, определение извитков на единицу длины штапеля представляет известную ценность для генетических исследований, в особенности при изучении тех пород, где извитость хорошо выражена и ее легко измерить (например, тонкорунные породы, ромни-марш и др.). Степень наследуемости извитости штапеля составляет для австралийских мериносов 0,4—0,5. Соответствующий показатель по «номеру качества» для мериносов и породы ромни-марш составляет 0,3—0,4.

Наследуемость «характера» штапеля (то есть уравненности, блеска и формы извитков в штапеле) определялась несколькими авторами. У мериносов она составляет 0,38 (Морли, 1955), у породы ромни-марш — 0,14 и 0,22 с известной поправкой на взаимодействие генотипа и окружающей среды (Рей, 1956). В обоих случаях были получены статистически достоверные отрицательные генетические корреляции между извитостью и длиной штапеля (—0,34 у мериносов и —0,73 у породы ромни-марш), а у мериносов также между числом извитков и «характером» извитости (—0,28). Однако наиболее важной является статистически достоверная отрицательная генетическая корреляция между числом извитков и выходом чистой шерсти (—0,53), которая была обнаружена Морли (1955) у мериносов, и между «номером качества» и весом невыстигнутой шерсти (—0,47) (Рей, 1956, порода ромни-марш). Морли, действительно, рассчитал, что у австралийских мериносов степень генетического улучшения по настригу могла уменьшиться почти до 30%, если бы, помимо непосредственной селекции на настриг, проводилась бы еще селекция на увеличение извитости. Эти примеры ясно показывают, что нельзя надеяться на легкий успех, если вести селекцию на основе высокой наследуемости какого-либо одного признака. В этом особом случае

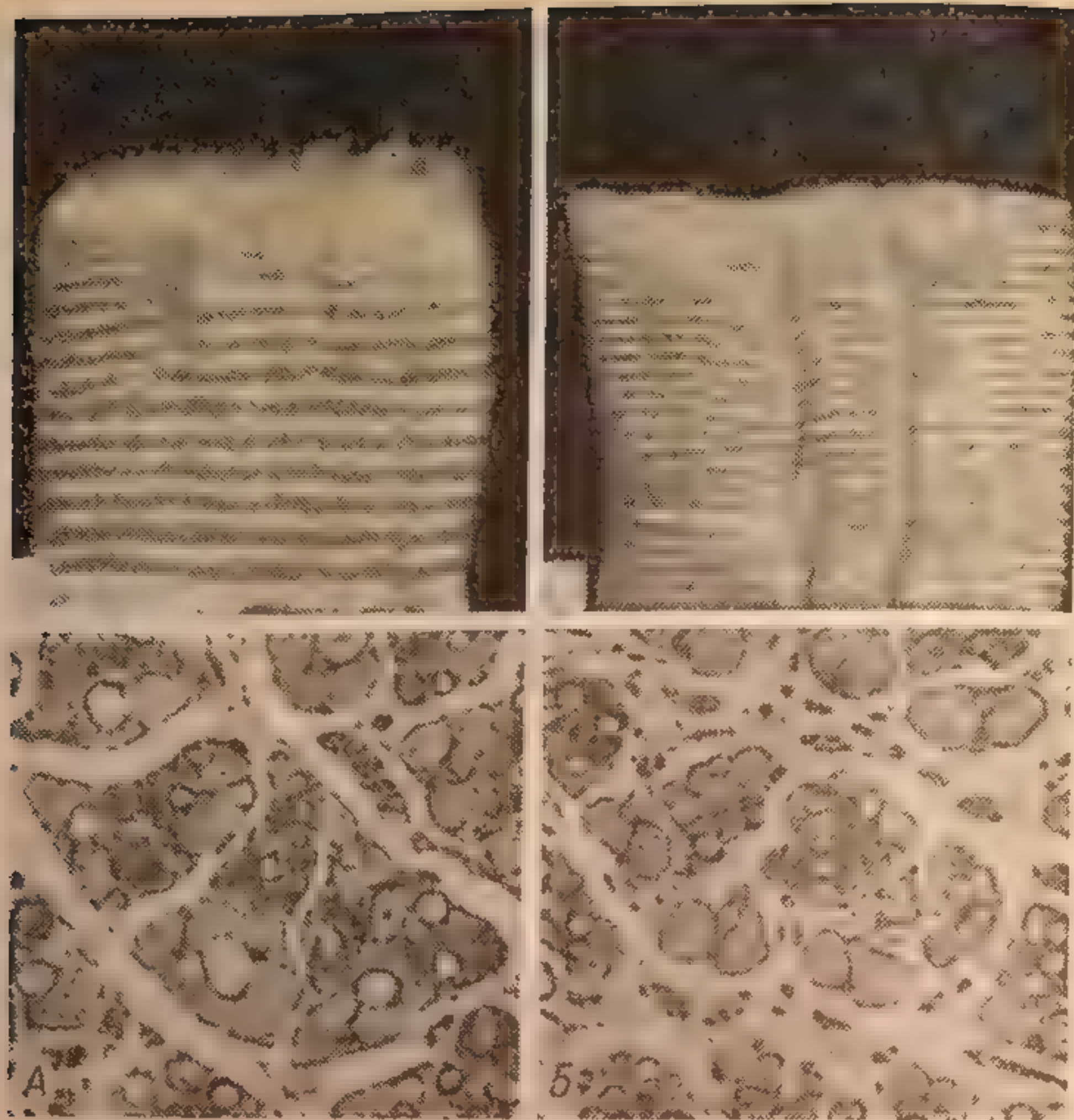


Рис. 119. Штапель (рост в течение 175 дней) и срез кожи при рождении двух мериносовых ягнят от матерей (возраст $1\frac{1}{2}$ —2 года) со значительной (А) и незначительной (В) изменчивостью волокон. В первом случае $d_p/d_s = 2,0$, во втором — 1,1. Оба животных содержались на одинаковом уровне кормления и имеют одинаковый средний диаметр волокна — 27—28 μ .

селекция по качеству шла бы в разрез с экономическими требованиями в отношении количества.

От чего зависит форма и характер извитости штапеля, еще недостаточно изучено. Причина здесь, очевидно, в целом ряде факторов, которые определяют изменчивость толщины и длины волокон. Чем больше различия в тонине и длине между составляющими волокнами, тем слабее выражена форма извитости штапеля. Так, уравниенные по тонине группы волокон обычно имеют хорошую форму и характер извитости, а неуравненные волокна отличаются смытым характером извитости. Однако при недостаточной густоте или чрезмерной тонине, не компенсирующейся большей густотой, однородные волокна могут иметь также неясную извитость. Это наводит на мысль о существовании генетических корреляций между уравниенностью по тонине и длиной волокон, а также густотой и характером извитости шерсти. Если бы эти свойства были должным образом изучены, то можно было бы при одновременной селекции по всем этим признакам значительно уменьшить или даже ликвидировать обнаруженные Морли и Реем отрицательные генетические корреляции между ними. Действительно, имеется известное косвенное указание на то, что длительная селекция по этим признакам, проводившаяся среди тонкорунных австралийских мериносов, могла привести к сочетанию хорошего качества с высоким настригом.

Волоспстость, или медулляция, волокон

Хотя этот признак обычно не входит в комплекс признаков, определяющих уравниенность группы волокон по тонине, его также можно отнести к явлениям того же порядка. Наличие медуллированных волокон

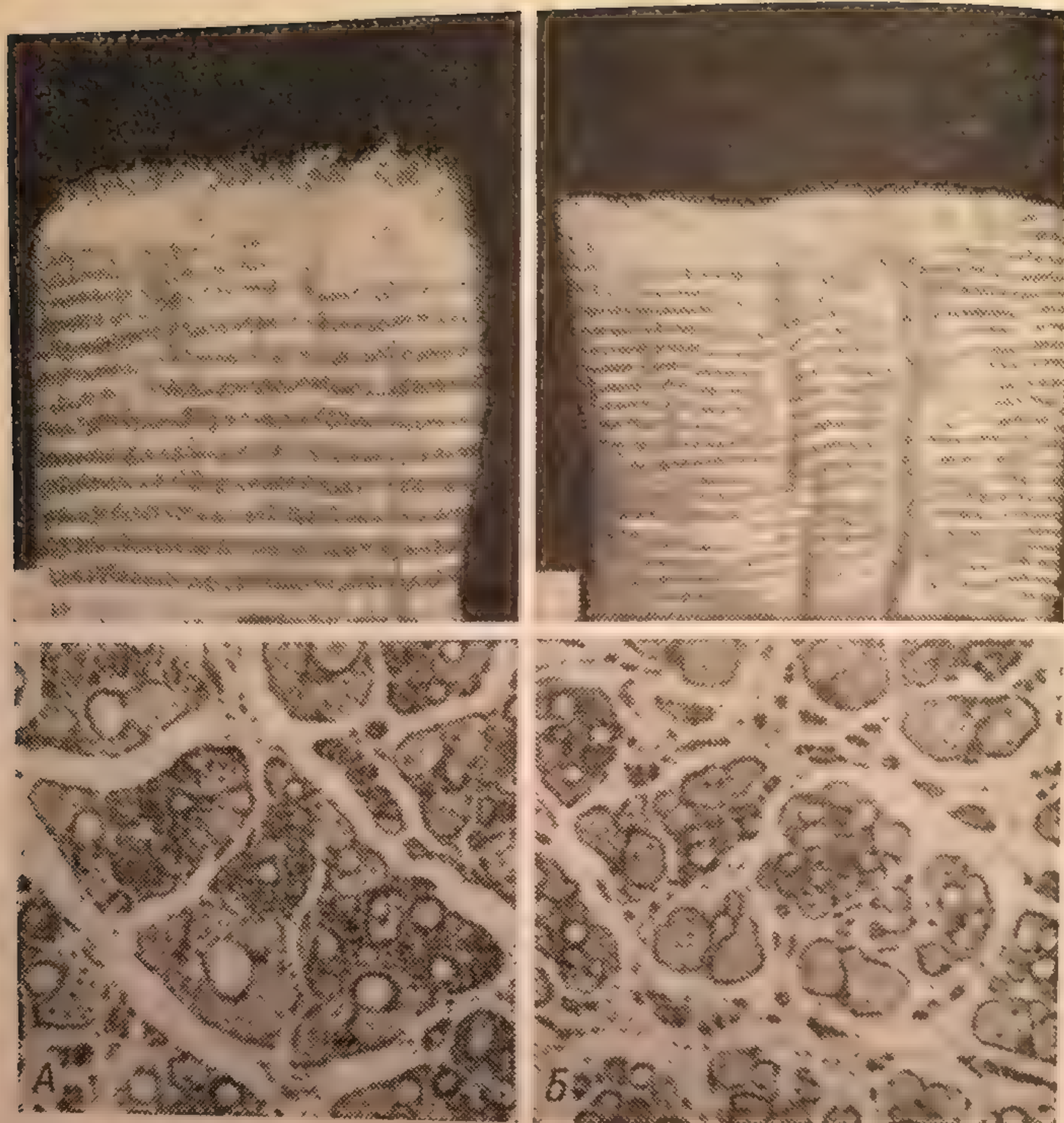


Рис. 119. Штапель (рост в течение 175 дней) и срез кожи при рождении двух мериносовых ягнят от матерей (возраст $1\frac{1}{2}$ —2 года) со значительной (А) и незначительной (В) изменчивостью волокон. В первом случае $d_p/d_s = 2,0$, во втором — 1,1. Оба животных содержались на одинаковом уровне кормления и имеют одинаковый средний диаметр волокна — 27—28 μ .

селекция по качеству шла бы в разрез с экономическими требованиями в отношении количества.

От чего зависит форма и характер извитости штапеля, еще недостаточно изучено. Причина здесь, очевидно, в целом ряде факторов, которые определяют изменчивость толщины и длины волокон. Чем больше различия в толщине и длине между составляющими волокнами, тем слабее выражена форма извитости штапеля. Так, уравниваемые по тонине группы волокон обычно имеют хорошую форму и характер извитости, а неуравненные волокна отличаются смывым характером извитости. Однако при недостаточной густоте или чрезмерной тонине, не компенсирующейся большей густотой, однородные волокна могут иметь также неясную извитость. Эта мысль о су-

в тонкой платяной шерсти считается недостатком. Среди так называемых ковровых шерстей такие волокна представляют обычное явление и лишь при определенных условиях считаются недостатком. Важным показателем качества волокон является соотношение между количеством медуллированных волокон, характером извитости и уравниенностью волокон по тонине; в шерстях с большим количеством медуллированных волокон проявляется тенденция к большой изменчивости тонины и длины, хотя генетические корреляции между этими признаками до сих пор не вычислены экспериментально.

Медулляцию, то есть наличие сердцевинки в волокнах, можно считать полигенным признаком с очень высокой наследуемостью — 0,5—0,7 для большинства пород (Р е й, 1956). Такие высокие показатели выражаются на практике в быстрой реакции стада на непосредственную селекцию против наличия грубых волокон.

Особым видом медулляции у некоторых пород является наличие в руне так называемого кемпа. Кемпом называют волокна, которые имеют сердцевину и время от времени выпадают. Иногда в течение одного года они могут смениться раза четыре. Кемп обычно имеет самую большую толщину и самую большую сердцевину. Есть доказательства того, что появление кемпа генетически обусловлено (Р е й, 1956) и наследуется полигенно с тенденцией к частичному доминированию редкой встречаемости над большим количеством волоса. Наследуемость и генетические корреляции этого признака не вычислены, однако Д р а й и Р о с с (1944) указывали на то, что селекция против волокон с сердцевинкой достаточно эффективна и для того, чтобы уменьшить или исключить также появление кемпа.



Рис. 120. Штапель (рост в течение 14 недель) и срез кожи новорожденного ягненка обнаруживает группу фолликулов ($\times 60$) от баранов породы ромни-марш N/N (А) и $+/+$ (В).

к частичному доминированию редкой встречаемости над большим и вычислены, однако Драй и Росс (1944) указывали на то, что срез против волокон с сердцевинной достаточно эффективна и для того, уменьшить или исключить также появление кемпа.



Рис. 120. Штапель (рост в течение 14 недель) и срез кожи новорожденного ягненка обнаруживает группу фолликулов ($\times 60$) от баранов породы ромни-марш N/N (А) и $+/+$ (Б).

Качество на ощупь

Мягкость руна, или его качество на ощупь труднее всего определить и измерить. Это комплексное тактильное восприятие, которое в тех немногих генетических исследованиях, где оно учитывалось, не было досконально изучено. Наследуемость этого признака в одном стаде мериносов составила, по Морли (1955), 0,3; он же вычислил генетическую корреляцию его с окраской руна ($-0,3$), с характером извитости ($0,86$) и длиной штапеля ($0,40$), хотя статистическая достоверность этих показателей не была проверена. Несмотря на то что этот признак не имеет особого отношения к коммерческой стоимости руна, все же он учитывается овцеводами, особенно у тонкорунных овец. Фенотипическая корреляция между толщиной волокна и мягкостью бывает обычно высокой, если не учитывать такие факторы, как изменчивость по количеству и качеству жира.

Окраска руна

Окраска руна связана с окраской жира немытой шерсти. Наследуемость окраски жира считается высокой, но она вычислена лишь для мериносов ($0,6$) (Морли, 1955) и для породы ромни-марш (0) (Рей, 1947). Здесь мы имеем, следовательно, другой пример дивергентной наследуемости этого признака у различных пород, причиной чему может быть различный тип роста руна у этих пород. Маловероятно, чтобы длинное открытое руно ромни-марш с небольшим содержанием воска в жире могло быть причиной различий в окраске, возникших под влиянием внешней среды (например, дождя). Сомкнутое руно мериносов, напротив, обычно сохраняет окраску и процент жира вне зависимости от изменения условий окружающей среды.

Селекция на окраску руна оказывает значительное влияние на устойчивость руна к некоторым воздействиям окружающей среды, в особенности к намоканию и микробным инфекциям, вызывающим экзотическую окраску жира. В более широком смысле окраска жира является важным показателем качества руна и требует определения генетической изменчивости, которая особенно важна в тонкорунном овцеводстве.

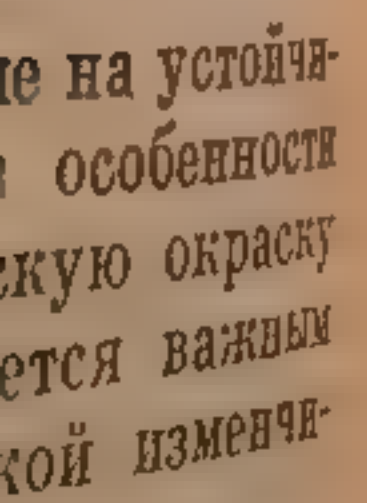
Признаки, влияющие на качество руна и смушковые свойства ягнят

Качества ягнячьего руна не следует рассматривать в отрыве от качества руна взрослой овцы; но в последнее время опубликовано так много работ, посвященных вопросам раннего развития руна, что нам кажется целесообразным рассмотреть эти работы отдельно. Уместно также рассматривать свойства руна шерстных ягнят в том же аспекте, что и свойства волосяного покрова смушковых ягнят, так как они различаются генетически только по некоторым особым признакам. Для шерстных овец наиболее доскональной и полной является система классификации руна новорожденных ягнят, разработанная Драем с соотр. (1955а) для породы ромни-марш. Менее доскональными, но довольно пригодными для генетических анализов являются системы Шинкеля (1955) и Морли (1955) для мериносов и система Ренделя (1954) для уэльских горных овец. Практически все эти системы классифицировали отчетливую медуллярную окраску ягнячьего руна как главный признак, который определяется не только медуллярной окраской штапеля, но и распространенностью ее по всей поверхности тела.

Имеется также много систем классификации каракульских шкур. Эти системы основываются главным образом на преходящих качествах каракульского завитка, определяющихся его размером и типом, а также рисун-

...определяется, не было в одном стаде и генетическая изменчивость в этих популяциях не имеет особенностей. Связь между ними учитывают тажиропота.

ости. Наследу-
ена лишь для
) (Рей, 1947).
наследуемости
ить различный
открытое руко
могло быть
нешней среды
обычно сохра-
нения условий



у н а

- е от качеств
ного работ,
елесообраз-
ивать свой-
волосяного
и только по
скональной
ных ягнят,
рш. Менее
изов явля-
риносных
ически все
ьего руна
чей внутри
ок.

шкурки.
твах кара-
же рисун-

301

Так, при генотипе N/N и самки и самцы рогаты; генотип nr/nr характеризуется наличием рогов лишь у самцов. В первом случае на затылке и у корня хвоста ягненка наблюдаются исчезающие впоследствии пятна коричневого цвета, которые представляют собой группы медуллированных волокон с большим процентом кемпа. Руно не такое густое, рост животного несколько замедлен. Количество ости также значительно. Кроме того, в руне взрослых животных наблюдается порочная извитость и само руно является по существу неоднородным. Генотип nr/nr изучен мало. Однако он сходен с N/N . Гетерозиготы $N/+$ и $+/nr$ проявляют в общем промежуточный характер.

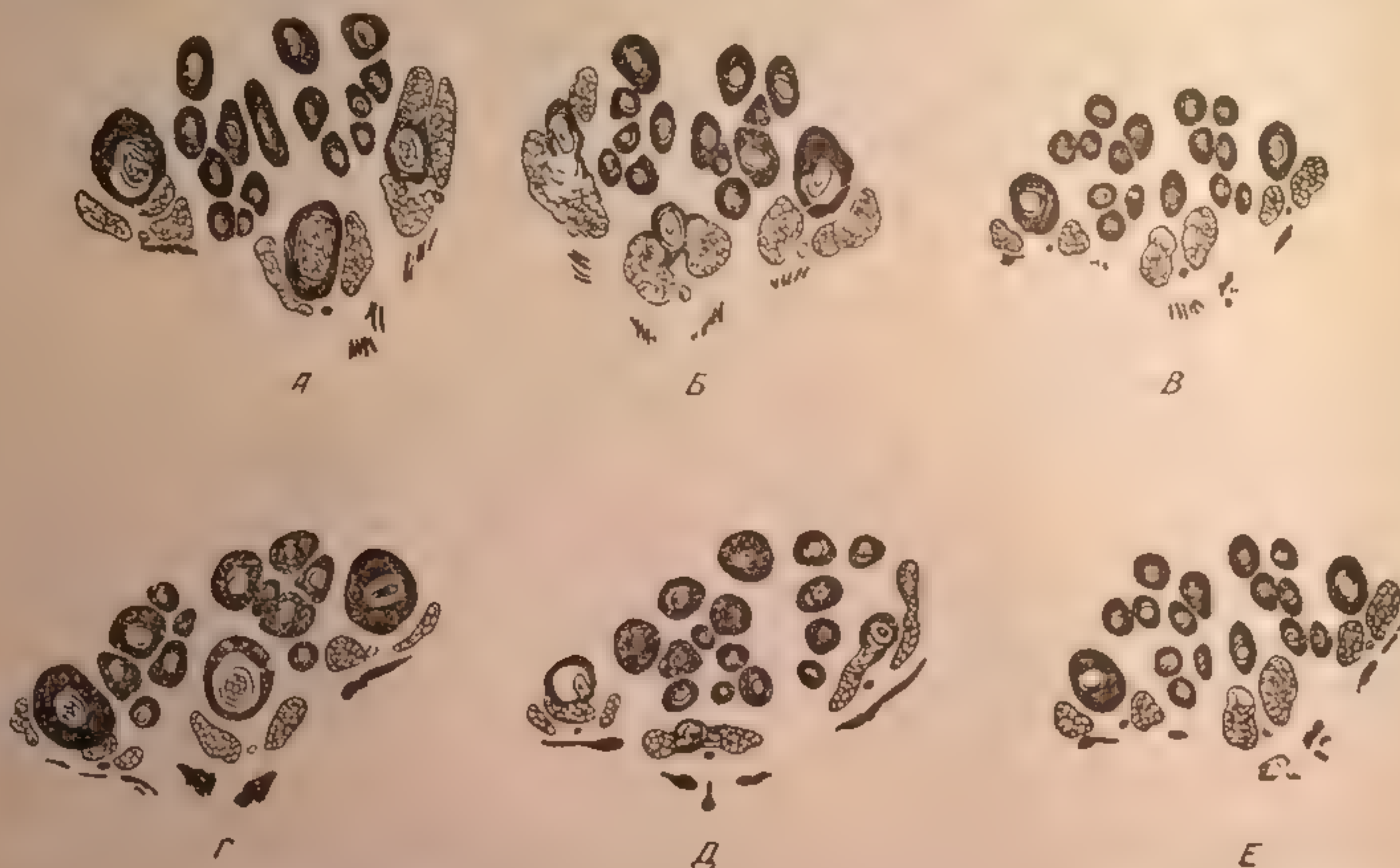


Рис. 122. Основные типы групп фолликулов у овец породы ромни-марш (Новая Зеландия):
 верхний ряд — тип доминантный: А — N/N ; Б — $N/+$; В — $+/+$; нижний ряд — тип рецессивный: Г — nr/nr ; Д — $+/nr$; Е — $+/+$.

Эти генотипы, несмотря на то что они были выделены из особой длинношерстной популяции, имеют много общего с вариантами, встречающимися среди других пород овец, и изучение их во многом способствовало расширению наших знаний о структуре руна и росте волокон.

Рендель (1954), основываясь на системе классификации по трем основным классам, нашел также высокие показатели наследуемости для грубого и бесшерстного типа ягнячьего волосяного покрова уэльской горной породы.

Самое большое число исследований было проведено на волосяном покрове каракульских ягнят, так как каракульские смушки всегда очень высоко ценились на мировом рынке.

Наиболее точные и полные определения наследуемости смушковых свойств у каракульской породы и ее помесей по девяти важнейшим признакам сделаны Яо, Симмонсом и Шоттом (1953).

Так, у чистопородных каракульских овец наследуемость размера завитка составляет $\sim 0,7$, блеска $\sim 0,8$ и веса при рождении $\sim 0,6$ (последний служит важным показателем величины поверхности кожи и ее веса). Самые высокие показатели наследуемости были установлены для помесей каракуль \times шотландская черноголовая по плотности завитка ($\sim 0,7$), его размеру ($\sim 0,6$) и по желательному типу (0,3).

Классификация ягнячьего руна может иметь значение главным образом с точки зрения установления возможной связи между качеством руна в ягнячьем возрасте и во взрослом состоянии (исключение составляет каракуль-

ская порода). Несмотря на это, проведено очень мало исследований, касающихся непосредственно этого вопроса как возможной основы для раннего отбора. Известную помощь в этом нам могут оказать более подробные иссле-

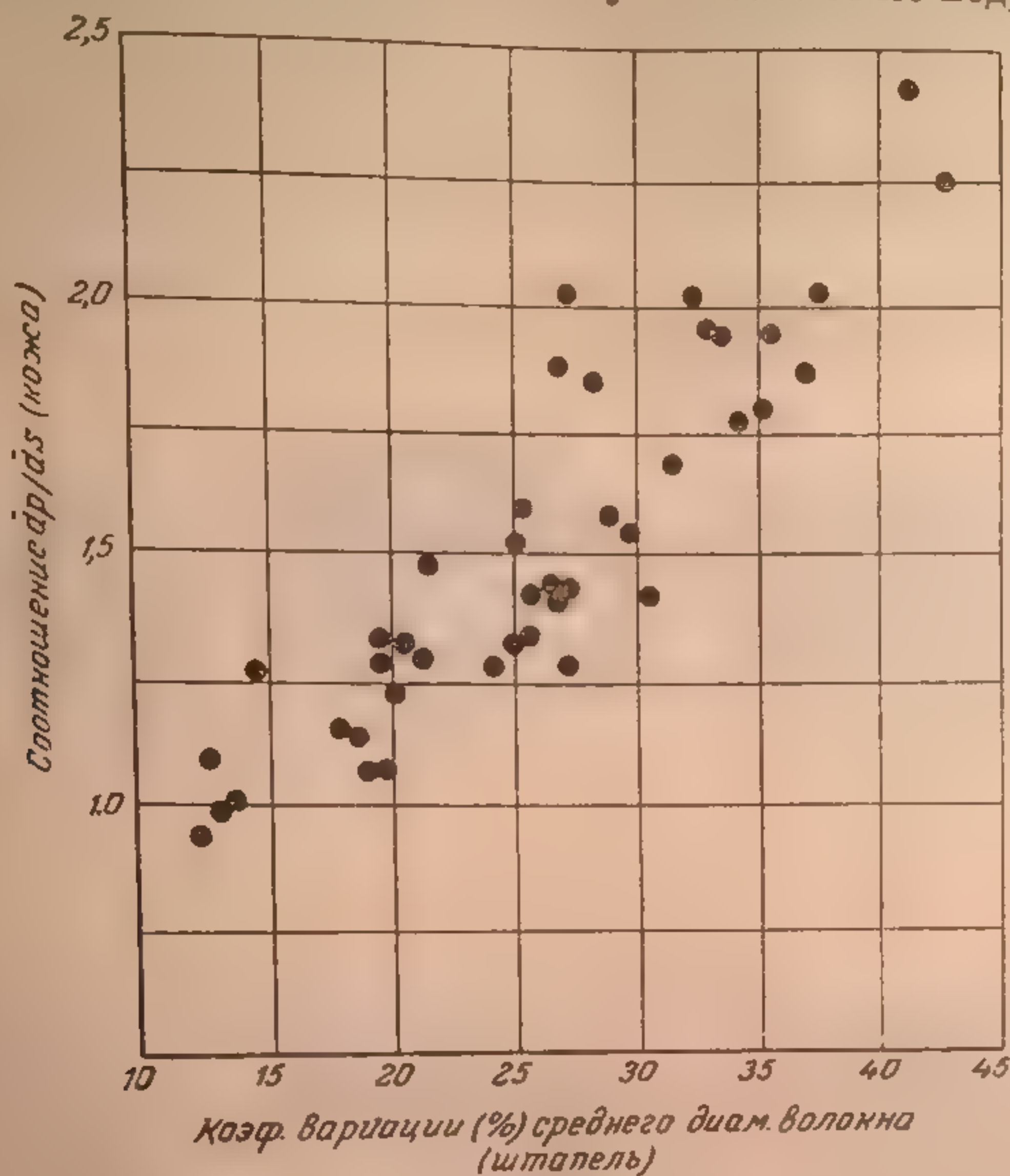


Рис. 123. Наблюдаемая фенотипическая корреляция между относительными диаметрами первичных и вторичных волокон (d_p/d_s) и коэффициент вариации среднего диаметра волокна в штапеле австралийского мериноса. При $d_p/d_s = 1,0$ ягнячье руно считается уравненным; при $d_p/d_s = 2,5$ — оно грубое или не уравненное. Генетическая корреляция должна быть, по-видимому, высокой.

дования основных детерминант изменчивости руна, поскольку их можно определить по группе волосяных фолликулов и входящим в нее типам волокон.

III. Детерминанты веса и качества руна

До сих пор мы рассматривали различные признаки и их наследуемость, обозначая их терминами, общепринятыми в овцеводстве. Однако далеко не все они имеют вполне определенное значение.

Многие работы, опубликованные в различных странах, производят впечатление путаницы, хотя фактически авторы исследовали одни и те же немногочисленные основные признаки. Овца — это один из очень широко распространенных видов сельскохозяйственных животных, и многообразно представленных видов сельскохозяйственных животных, насчитывающий ~ 900 млн. голов, с большим числом породных групп и разновидностей. В связи с этим потребовалось более глубокое изучение механизма действия генов на отдельные качества руна, в результате чего мы обладаем ныне познаниями о группах волосяных фолликулов овцы (К а р т е р, 1955), а также о типах шерстных волокон в руне ягненка. Это привело, в свою очередь, к открытию генов N и nr (Д р а й, 1956 в, с) и попыткам

объединить все вновь открытые факты в рамках генетических гипотез. Попытку обобщить этот материал предпринял Фразер (1953), который поддерживает представление о значении конкуренции между фолликулами в то время, когда эмбрион начинает метаболизировать субстрат для предшественников кератина; количество последнего определяется также генетическими факторами. Подобные обобщения ценны уже хотя бы тем, что указывают на несовершенство наших знаний, однако единые принципы оценки многочисленных генетических факторов изменчивости руна до сих пор не разработаны.

О делении фолликулов, из которых образуются шерстные волокна, на первичные и вторичные упоминалось уже ранее (том 1, Дёнер [18]).

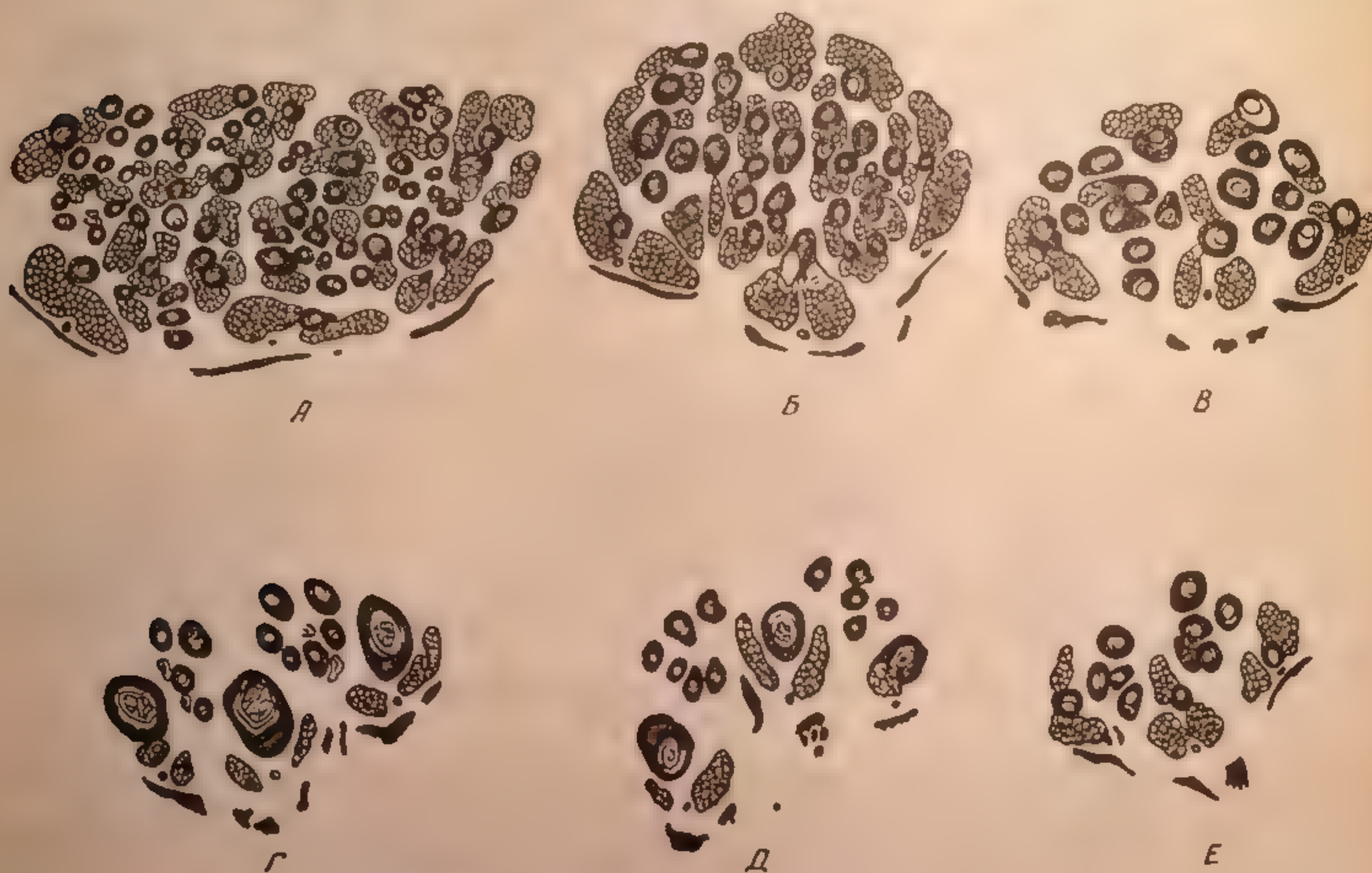


Рис. 124. Два примера влияния скрещиваний на тип фолликулов ($\times 36$): верхний ряд: А — меринос; Б — райленд (σ) \times меринос (ϕ) и В — райленд (все в возрасте 12 мес.); нижний ряд: Г — шотландская черноголовая овца; Д — дорсет-горн \times шотландская черноголовая и Е — дорсет-горн (все в возрасте 4—5 месяцев).

Почти все важнейшие количественные и качественные показатели руна связаны с представлениями о группе волосяных фолликулов.

Различия, наблюдаемые в типах волосяного покрова любой породы овец, определяются в довольно значительной мере соотношением между числом первичных и вторичных волокон, а также их тониной и относительной скоростью роста. Эти различия на разных стадиях развития особи можно, по-видимому, яснее всего выразить как различия, связанные по времени с началом и скоростью дифференциации тканей, скоростью образования волокон и их роста в длину, с глубиной имплантации фолликулов, с наличием и степенью медулляции и пигментации, площадью поперечного сечения волокна, а также формой волокон и постоянством их роста, одним словом, с важнейшими признаками, определяющими индивидуальные и породные различия овец.

В грубых, неоднородных шерстях ягнят различия между первичными и вторичными фолликулами обычно хорошо заметны. В тонких мягких и однородных ягнячьих рунах эти различия по некоторым или всем перечисленным признакам самые незначительные. Эффект селекции на однородность или неоднородность шерсти заключается главным образом в том, чтобы усилить или ослабить различия между первичными и вторичными волокнами и тем

самым способствовать унификации качественных признаков шерстных волокон у взрослой овцы, например, тонины и длины. Селекция по качеству руна оказывает поэтому значительное влияние на общее качество руна. Так, Локхарт (1956) нашел у мериносов статистически достоверные корреляции между качеством ягнячьего руна и коэффициентами вариации диаметра волокна в возрасте 18 месяцев, а также в разнице ($\bar{d}_p - \bar{d}_s$) между диаметрами первичных и вторичных волокон (0,83).

У овец породы ромни-марш с генотипом $+/+$, характеризующимся мягким однородным руном, разница между диаметрами первичных и вторичных волокон довольно незначительна ($\bar{d}_p/\bar{d}_s = 1,0$); гетерозиготы $N/+$ имеют промежуточный показатель ($\bar{d}_p/\bar{d}_s = 1,9$), а гомозиготы N/N , отличающиеся очень неоднородным руном в ягнячьем возрасте (18 месяцев), — самый высокий ($\bar{d}_p/\bar{d}_s = 2,5$). Ярко выраженная медулляция руна, определяющаяся еще до рождения ягненка разницей в развитии первичных и вторичных фолликулов, обычно сохраняется и у взрослой овцы, что обнаруживается по показателям изменчивости тонины и длины волокна. В более грубых рунах (со средним диаметром волокон 30 μ) наблюдается тенденция к сохранению грубого ягнячьего волоса и во взрослом состоянии: такое руно содержит большое количество волокон с сердцевинкой, а у крайних типов обнаруживается, кроме этого, много ости. Таким образом, один из наиболее важных показателей общего качества руна имеет, по-видимому, прочную генетическую основу у всех пород и, насколько можно судить по имеющимся данным, поддается непосредственной селекции. Наиболее раннее проявление действия генов выражается здесь, по-видимому, в последовательности процессов развития группы фолликулов до рождения ягненка, которыми отмечается смена первичной фазы, или протофазы, вторичной, или неофазой. Так, у мериносов вторичные фолликулы хорошо различаются уже на 85-й день внутриутробного развития, у каракульских овец, очевидно, не раньше 100-го дня, овцы породы ромни-марш занимают промежуточное положение. Следовательно, чем больше запаздывает начало развития вторичных фолликулов, тем значительнее различия в скорости роста и размерах между первичными и вторичными фолликулами. Объясняется ли это отставание в развитии вторичных фолликулов конкуренцией со стороны первичных фолликулов, обладающих другой энергией роста, или тот и другой типы фолликулов находятся под контролем

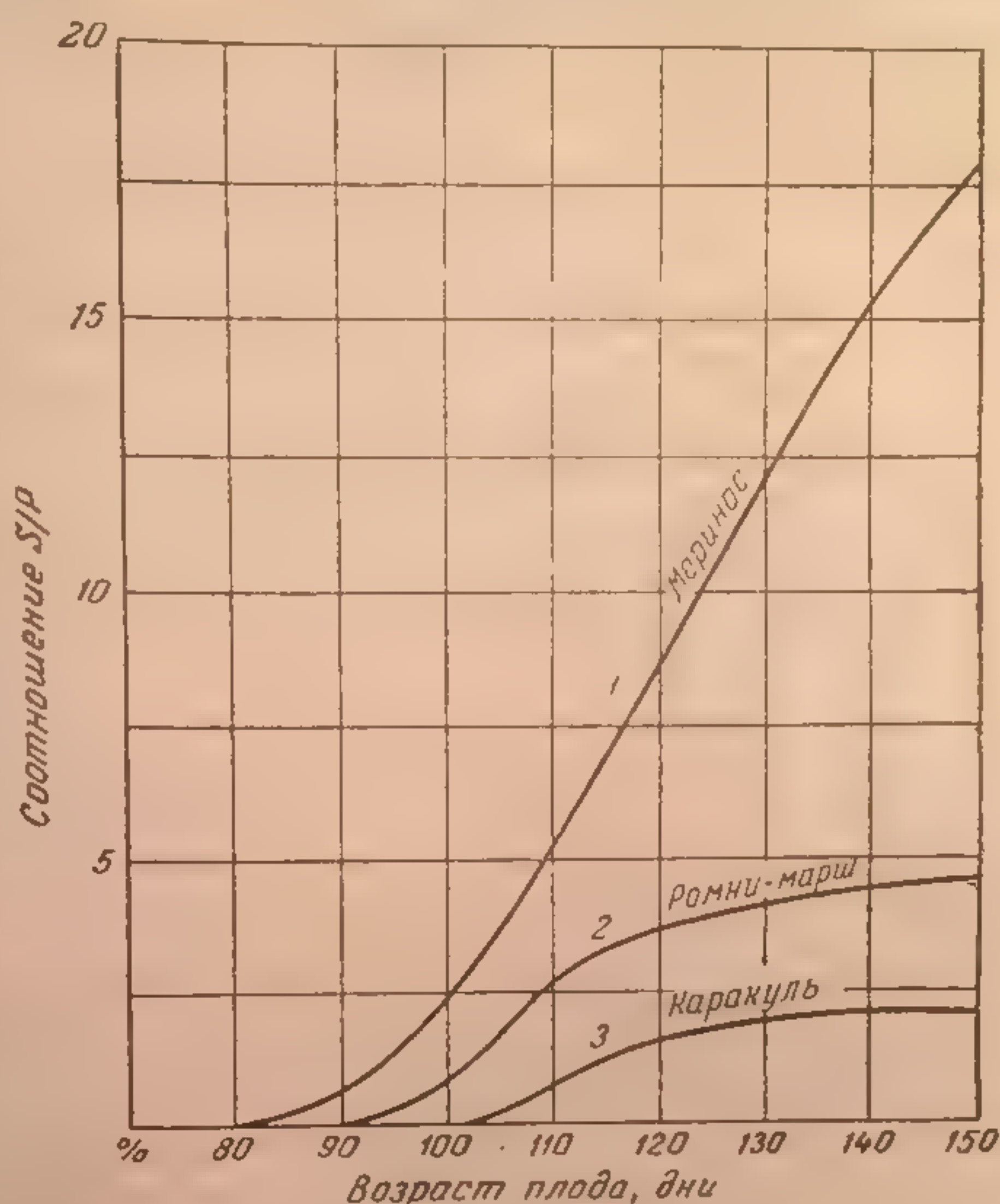


Рис. 125. Кривые эмбрионального роста групп вторичных фолликулов у трех различных пород овец:

1 — меринос (тип I, тонкорунный), по Картеру и Харди (1947); 2 — ромни-марш (тип III, длинношерстный), по Райдеру (1956); 3 — каракуль (тип IV, породы с неоднородной шерстью), по Кешаварцу (1956). Эти эмбриональные различия в отношении начала и интенсивности роста вторичных фолликулов ведут к постэмбриональным различиям в структуре руна.

отдельных генов, до сих пор не выяснено. Это можно установить лишь после глубокого и всестороннего изучения процессов развития фолликулов.

То же относится и к процессам, определяющим количественное развитие групп вторичных фолликулов, которое является главной детерминантой общего количества волокон на поверхности тела овцы и, следовательно, непосредственно влияет на выход чистой шерсти. Вообще, вторичные фолликулы находятся под полигенным контролем и обнаруживают высокую степень наследуемости, однако есть указание, что, по меньшей мере у мериносов, может встретиться более действенный ген, который ограничивает число вторичных фолликулов, причем неизвестно, является ли он доминантным или рецессивным (К а р т е р, неопубликованный материал).

Наблюдающаяся у мериносов повышенная способность к образованию большого числа вторичных фолликулов в отличие от других известных пород, не имеющих крови мериносов, остается генетической загадкой. Эту загадку невозможно разгадать без глубокого изучения типов наследования тех признаков группы фолликулов, которые легко поддаются измерению. Лишь путем скрещивания с мериносами, обладающими большими группами фолликулов, можно быстро увеличить общую массу шерстных волокон. Это также одна из генетических особенностей этой породы.

Не меньшее значение имеет исключительная способность так называемых длинношерстных пород овец (линкольн, лейстер и ромни-марш) образовывать толстые и быстро растущие волокна почти в равной пропорции из первичных и вторичных фолликулов. Это качество можно рассматривать как выражение высокой функциональной способности фолликулов к синтезу кератиновых волокон из питательных веществ или предшественников кератина, циркулирующих в крови. Такая функциональная способность является, очевидно, присущим фолликулу генетически обусловленным признаком, поскольку известно, что он хорошо выражен уже в период внутриутробного развития ягненка до образования локальной системы кровеносных сосудов (Р ю д е р, 1956) и что его можно продемонстрировать на опыте при созревании изолированных фолликулов *in vitro* (Х а р д и и Л а й н, 1956).

Следовательно, исходя из всего изложенного, мы вправе предположить, что вся довольно большая доля изменчивости руна, обусловленная генетически, возникает из некоторых совместных, определяемых генами, систем, по соотношению которых мы имеем возможность сравнивать между собой все основные шерстные и смушковые породы овец. Таким образом, мы можем сделать следующие общие выводы:

1) наиболее грубые, быстро растущие шерстные волокна, отличающиеся наиболее слабой извитостью и наиболее сильной медуллярцией, образуются из первичных центральных фолликулов (PC);

2) у волокон, образующихся из первичных латеральных фолликулов (PL), эти признаки выражены слабее;

3) процесс регулярного или циклического выпадения волокон в большей степени связан с первичными центральными фолликулами (PC) и в меньшей степени — с первичными латеральными фолликулами (PL);

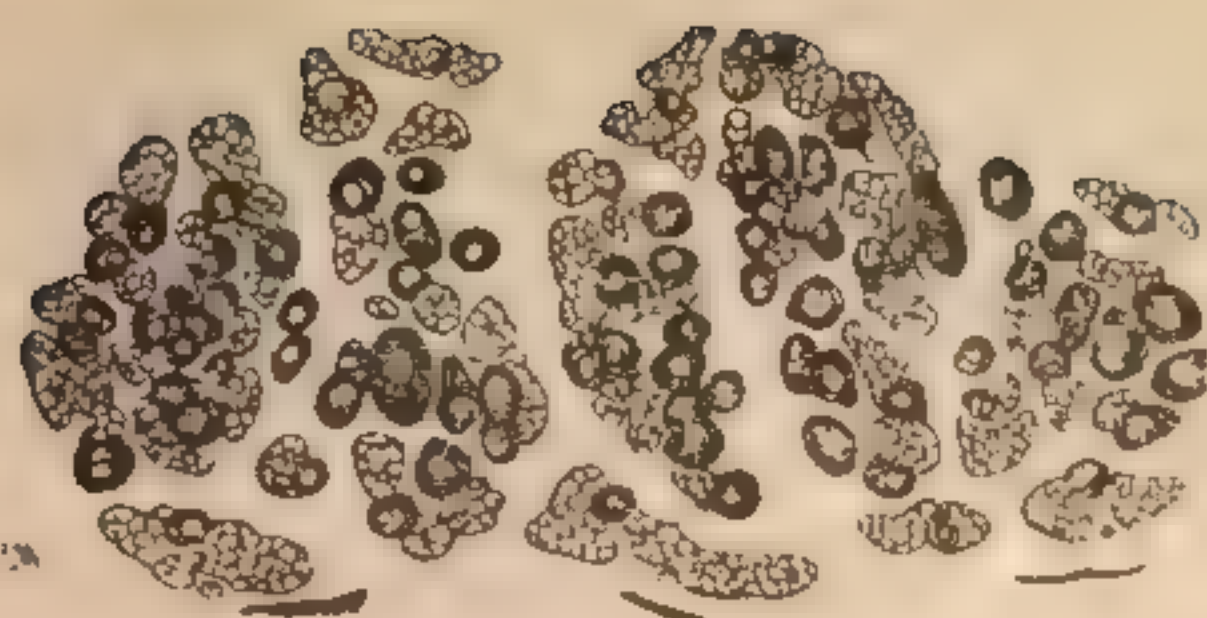
4) более тонкие, отличающиеся несколько замедленным ростом шерстные волокна, наиболее сильно извитые и без медуллярции с самой слабой тенденцией к циклическому или регулярному выпадению, образуются в основном из вторичных фолликулов;

5) фолликулы могут быть ранними или первичными (SO), происходящими из эпидермиса, или поздними, производными (SD), возникающими из первичных фолликулов путем ответвления;

6) толщина волокна, скорость роста, степень развития сердцевины и т. д. обычно возрастают от первичных к производным фолликулам;

7) вторичных волокон, очевидно, всегда больше, чем первичных;

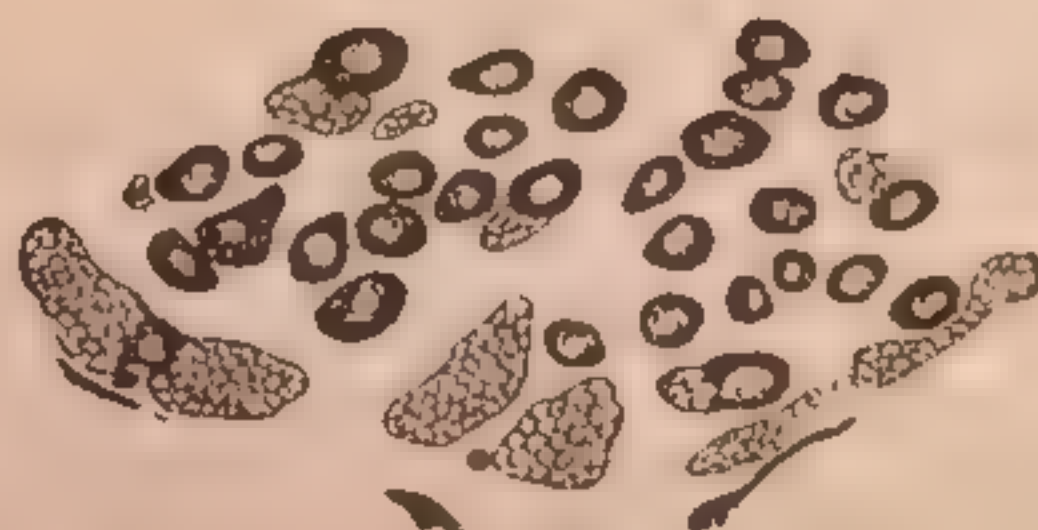
8) если имеется тенденция к образованию черных или коричневых волокон, то она выражается (так же как и тенденция к циклической линьке и медуллярции) в следующем убывающем порядке: PC → PL → SO → SD;



А



Б



В



Г

Рис. 126. Штапель (рост в течение 10 месяцев) и контуры типичных групп фолликулов ($\times 36$) у овец породы меринос (А), полворс (Б) ($3/4$ «крови» меринос и $1/4$ линкольн); корридель (В) ($1/4$ меринос и $1/2$ линкольн) и линкольн (Г). Овцематки в возрасте двух лет; условия окружающей среды и уровень кормления во время роста одинаковы.

9) степень выраженности или частота какого-либо признака фолликула или волокна обычно имеет тенденцию повторять последовательность развития внутри групп волосяных фолликулов, с некоторыми случайными нарушениями этой последовательности.

На этом фоне все одомашненные породы овец можно, руководствуясь указаниями К а р т е р а (1946), отнести к пяти основным группам по типу руна (табл. 2). Классификация типов руна К а р т е р а сходна с класси-

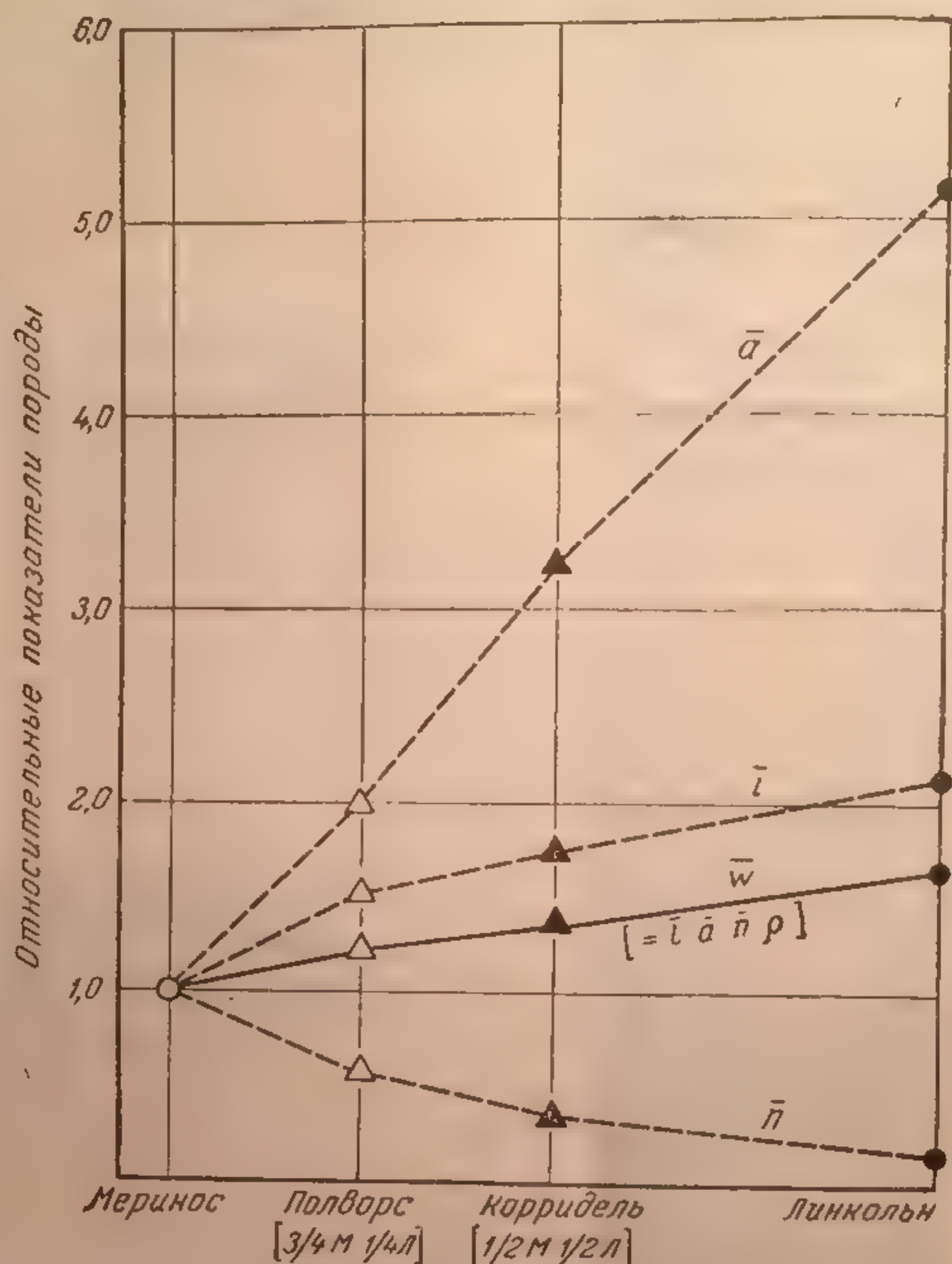


Рис. 127. Относительная средняя толщина (\bar{a}), длина (\bar{l}) и густота (\bar{n}) волокон, а также средний выход чистой шерсти (\bar{w}) на единицу поверхности кожи у овец породы меринос, полворс, корридель и линкольн. Пример скрещивания и повторного скрещивания между тонкорунными (тип I) и длинношерстными (тип III) породами (по Дейли и Картеру, 1955) (см. рис. 126).

кацией, предложенной ранее Ф р ё л и х о м, Ш п ё т т л е м и Т э н ц е р о м (1926), но не идентична ей (см. том I [18]). Несмотря на то, что каждая из таких классификаций является в некотором отношении произвольной, она все же систематизирует и ограничивает исходный материал селекционера удобной схемой, в рамках которой мы можем поставить для начала важнейшие генетические проблемы роста руна, общие для всех пород.

Разумеется, лишь очень небольшое число пород можно без колебаний отнести к тому или иному типу. Многие породы образовались от скрещивания между двумя или даже большим числом обозначенных здесь типов. Таким образом, наряду с известной генетической изменчивостью в рамках каждого типа возник целый ряд определенных промежуточных форм.

Классификация пород овец и основные свойства руна

Таблица 2

| Тип | Число фолли- кулов | Диаметр волокон | Медул- ляция | Основные свойства руна | Типичные породы |
|------------------------------------|--------------------------|-----------------------|-----------------------|--|---|
| | \bar{n}_s/\bar{n}_p | \bar{d}_s/\bar{d}_p | \bar{m}_p/\bar{m}_s | | |
| I. Тонкорун- ный (мери- нос) | 10—35 | 0,8— 1,5 | — — | Шерсть тонкая и средняя по тонине, руно уравненное, штапель короткий, линька отсутствует | Меринос (испанский, американский, арген- тинский, южноафрикан- ский, австралийский); рамбулье (французский, североамериканский); меринос электораль и т. д. |
| II. Коротко- шерстный | 3—7 | 0,8 — 1,5 | +/- | Шерсть средней то- нины, довольно уравненная, штапель короткий, линька слабая | Немецкая черноголо- вая мясная овца; шар- муаз; саутдаун; райленд; дорсетгорц; суффолк; гемпшир; рёнская, лейнская; цигайская и т. д. |
| III. Длинно- шерстный | 3—7 | 0,8— 1,5 | +/- | Шерсть грубая, од- нородная, штапель длинный, линька слабая | Остфризская; виль- стермаршская; тексель; линкольн; лейстер; бордер-лейстер; ромни- марш; аврашпен; котен- тен; блю-де-мен и т. д. |
| IV. С неоднородной шер- стью | 2—5 | 2,0 — 4,0 | ++ +/- | Шерсть грубая, не- однородная, шта- пель средней длины и длинный, линька сезонная | Шотландская черно- головая; суэйлдейл; гердвик; каракульская; цакель; вересковая; скудде; померанская; аваси; аузими; монголь- ская; тибетская; кур- дючная; чурра; борда- лейро; навайо; малач и т. д. |
| V. Бесшерст- ный | 1—4 | 2,0— 7,0 | +++ — | Волокно грубое, очень неоднородное, штапель средней дли- ны и короткий, ярко выраженная сезон- ная линька | Сомалийская; южно- индийские грубошерст- ные породы; восточно- африканские жирно- хвостые и длиннохво- стые овцы; западноаф- риканские длинноногие породы; западноиндий- ские; яванские; донгга- ла; морада пова и т. д. |

Очевидно, что большинство детерминант настрига и качества руна, имеются либо у мериносовых, либо у длинношерстных пород (типы I и III): первый тип отличается превосходной тониной, уравниственностью и густотой руна, а длинношерстные породы в связи с выгодным сочетанием тонины волокон со скоростью роста при почти полном отсутствии медулляции ценятся благодаря функциональной активности своих фолликулов.

С генетической точки зрения важен тот факт, что там, где достигнут высокий показатель по выходу чистой шерсти в сочетании с ее хорошим качеством, в формировании основных признаков участвовали один или оба эти типа (например, породы меле, корридель, колумбия, полворс и др.).

Там, где всегда уделялось особое внимание хорошему качеству шерсти в смысле ее тонны и уравниности, использовались или чистый мериносовый тип, или проводилось поглотительное скрещивание с мериносами.

В этом смысле мериносовый тип использовался в скрещиваниях чаще, чем другие, и отличительные признаки его можно найти во всех районах разведения овец. Для длинношерстных овец (тип III) характерно особое ценное сочетание тяжелого руна (преимущественно грубого и длинного волокна) с жирной тушей. Поэтому их используют для получения помесей комбинированного направления, где более важное значение имеет настриг шерсти и убойный вес животного, а не само по себе качество шерсти.

Группа короткошерстных овец (тип II) используется как скороспелая мясная порода в промышленных скрещиваниях для получения молодой баранины; однако там, где стремятся к получению уравниного руна хорошего качества, а не большего настрига, эта группа также представляет известную ценность, особенно в скрещиваниях с типом I.

Овцы со смешанной шерстью и бесшерстные типы (типы IV и V) используются в первую очередь для получения мяса, сыра и смужковой продукции, а их руна — для производства грубых тканей, шерстяных ковров, одеял и т. д. Если требуется повысить настриг шерсти или улучшить ее качество, их скрещивают с овцами типа I и III.

На основе опубликованных данных о результатах селекции и скрещивания в пределах этих пяти типов можно сделать следующие выводы.

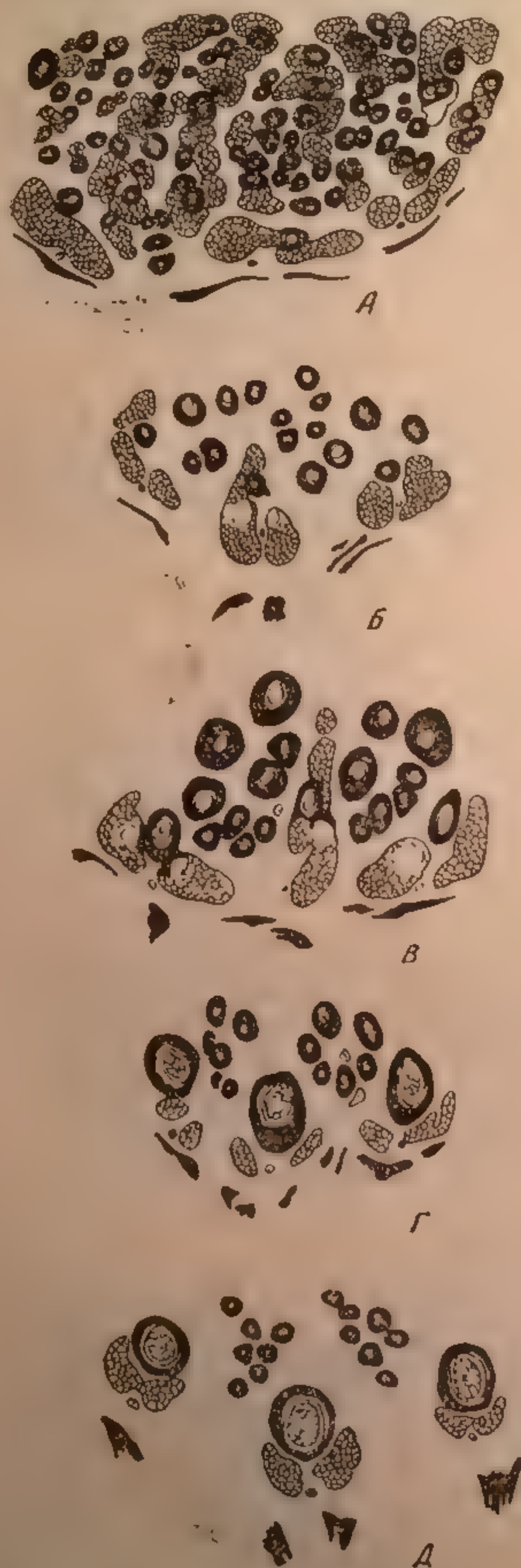


Рис. 128. Группы фолликулов ($\times 36$) пяти основных типов овец:

А — тип I (мериносовые или тонкорунные овцы); Б — тип II (короткошерстные овцы); В — тип III (длинношерстные овцы); Г — тип IV (овцы со смешанной шерстью); Д — тип V (бесшерстные овцы).

1. В результате скрещивания пород типа I с породами всех других типов получают животных, которые занимают промежуточное положение по всем важнейшим признакам шерстной продуктивности — относительной тонны, длине и степени медулляции — но заслуживают особенного внимания в отношении числа вторичных фолликулов.

2. Межпородные скрещивания между типами II, III, IV и V дают животных также промежуточных по всем перечисленным свойствам, однако число вторичных фолликулов у них не столь велико, как у упомянутых помесей,

так что изменение выхода чистой шерсти вызывается главным образом изменением средней тонины и длины волокон и поэтому относится скорее к изменению качества шерсти.

3. При скрещиваниях в пределах этих типов наследование важнейших признаков фолликулов следует считать полигенным, хотя имеются некото-

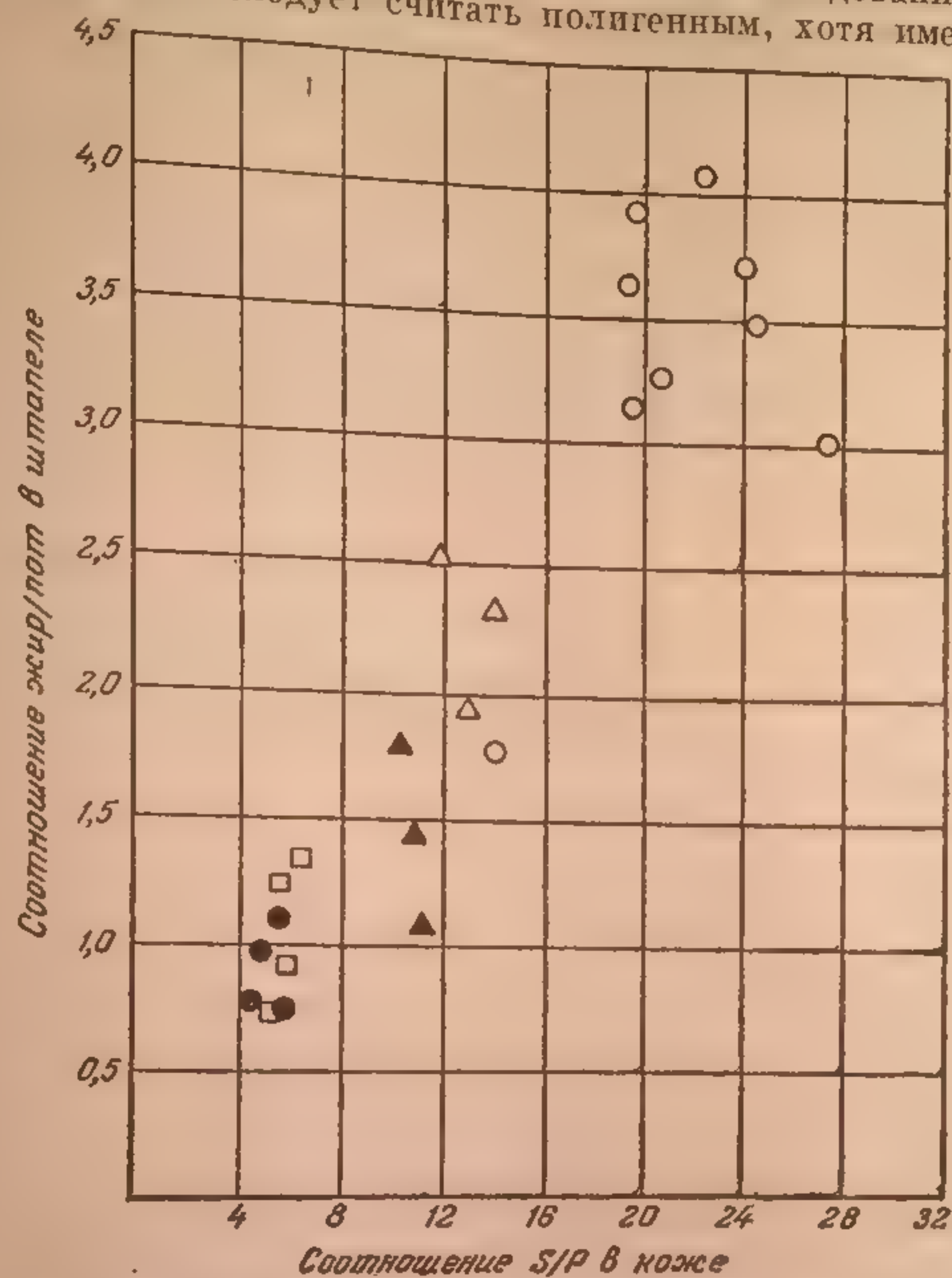


Рис. 129. Фенотипическая корреляция между величиной группы фолликулов (приблизительно вычисленное отношение S/P) и составом жиропота (соотношение жира и пота). Генетическая корреляция должна быть, по-видимому, высокой.

○ — меринос; △ — полворс; ▲ — корридель; ● — длинношерстные породы; □ — короткошерстные породы. Одним значком обозначена средняя по 20 взятым без выбора овцематкам в возрасте 12 месяцев из разных стад.

рые указания на то, что частота и степень медулляции, а также соотношение между числом первичных и вторичных волокон, выпадающих во время линьки, определяются относительно немногими генами или даже, как это было принято считать до сих пор, только одним геном.

ЛИТЕРАТУРА

- Biegert K., Leistungsprüfungen in der deutschen Schafzucht, *Tierz.*, 3, 420—422, 1951.
 Carter H. B., Studies in the biology of the skin and fleece of sheep. 1—3, *Coun. Sci. Industr. Res. Austr. Bull.*, 164, 1943.
 Carter H. B. and Hardy Margaret H., Studies in the biology of the skin and fleece of sheep. 4, *Coun. Sci. Industr. Res. Austr. Bull.*, 215, 1947.
 Carter H. B., The hair follicle group in sheep, *Anim. Breed. Abstr.*, 23 (2), 101—116, 1955.
 Carter H. B., Modern Problems in the improvement of wool production, *VII Int. Congr. of Anim. Husbandry. Subj. 4, Madrid*, 1956.

- D a l y R. A. and C a r t e r H. B., The fleece growth of young Lincoln, Corriedale, Polworth and Fine Merino ewes under housed conditions and unrestricted and progressively restricted feeding on a standard diet, *Austr. J. Agric. Res.*, 6, 476—513, 1955.
- D r y F. W., Recent work on the wool zoology of the New Zealand Romney., *N. Z. J. Sci. Tech.*, 22A, 209—220, 1940.
- D r y F. W. and R o s s J. M., Kemp in New Zealand Romney sheep and its significance for Mountain Breeds, *Nature*, 154, 612—613, 1944.
- D r y F. W. and F r a s e r A. S., Mendelian inheritance in Romney sheep. *Proc. 6th N. Z. Congr. Trans. Roy Soc. N. Z.*, 77, 243, 1949.
- D r y F. W., Multifactorial Inheritance of Hale Hair Abundance in New Zealand Romney Sheep, *Austr. J. Agric. Res.*, 6, 608—623, 1955a.
- D r y F. W., The dominant N-gene in New Zealand Romney sheep, *Austr. J. Agric. Res.*, 6, 725—769, 1955b.
- D r y F. W., The recessive N-gene in New Zealand Romney sheep, *Austr. J. Agric. Res.*, 6, 833—862, 1955c.
- D o e h n e r H., Sinn und Zweckmässigkeit der Leistungsprüfungen in der Schafzucht, *Dtschr. landw. Tierz.*, 38, 807—809, 1934.
- D o e h n e r H., Form und Zweck der Wollleistungsprüfungen in der Schafzucht, *Dtsch. landw. Tierz.*, 42, 35—37, 1938.
- D o n e y J., Problems of hill sheep improvement, *Proc. Brit. Soc. Anim. Prod.*, S. 3, 1955.
- F r a s e r A. S., Factors in the genetic determination of fleece structure in sheep, *J. Genetics*, 51, 222—236, 1953.
- F r ö h l i c h G., S p ö t t e l W. und T ä n z e r E., Wollkunde J. Springer, Berlin, 1929.
- H a r d y M. H. and L y n e A. G., Studies on the development of wool follicles in tissue culture, *Austr. J. Biol.*, 9, 559—574, 1956.
- J o h a n s s o n I., Nagra resultat från Svenska Fåravelsföreningens kontroll av tackornas lammavkastning. *Lantbr Veckans Handl. Stockholm*, 1937.
- L o c k h a r t L. W., Birthcoat of lambs and adult fibre diameter, *Austr. J. Agric. Res.*, 7, 152—157, 1956.
- M o r l e y F. H. W., Selection for economic characters in Australian Merino sheep. I. Estimates of phenotypic and genetic parameters, *Sci. Bull. No.*, 73. Dept. Agric. N. S. W., 1951.
- M o r l e y F. H. W., Selection for economic characters in Australian Merinos. II. Relative efficiency of certain aids to selection, *J. Agric. Res.*, 3, 409—418, 1952.
- M o r l e y F. H. W., Selection for economic characters in Australian Merino sheep. III. Inheritance of skin fold in merino sheep and problems of scale, *Austr. J. Agric. Res.*, 4, 204—212, 1953.
- M o r l e y F. H. W., Selection for economic characters in Australian Merino sheep. IV. The effect of inbreeding, *Austr. J. Agric. Research*, 5, 305—316, 1954.
- M o r l e y F. H. W., Selection for economic characters in Australian Merino sheep. V. Further estimates of phenotypic and genetic parameters, *Austr. J. Agric. Res.*, 6, 77—90, 1955a.
- M o r l e y F. H. W., Selection for economic characters in Australian Merino sheep. VI. Inheritance and interrelationships of some subjectively graded characters, *Austr. J. Res.*, 6, 873—881, 1955b.
- N a c e r Kechawarz, La formation et l'évolution de la boucle chez le foetus et l'agneau karakul. Les facteurs de qualité de la fourrure et leur importance pour la selection. Thesis. D. Sc. Université de Paris, 1956.
- R a e A. L., The genetics of sheep. *Advances in genetics VIII*, 189—265, 1956.
- R e n d e l J., De viktigaste produktionsgenskaperna hos får—variation och nedärvning. *L. Lanbruksakad. Tidskr.* 93, 282—319, Stockholm, 1954.
- R e n d e l J. M., Inheritance of birthcoat in a flock of improved Welsh Mountain sheep, *Austr. J. Agric. Res.*, 5, 297—304, 1954.
- R y d e r M. L., The Pre-natal development of the follicle population in the Romney lamb, *J. Agric. Sci.*, 47, 6—11, 1956a.
- R y d e r M. L., The blood supply to the wool follicle, *Proc. Int. Wool. Text. Res. Conf. Australia*, 1955. Vol. F. 63—91, 1956b.
- S c h i n c k e l P. G., Inheritance of birthcoats in a strain of Merino sheep, *Austr. J. Agric. Res.*, 6, 595—607, 1955.
- S k å r m a n S., Die Wolltypen der Schwedischen Landschaften und ihre Vererbung, *K. Lantbr. högskol. Ann.*, 21, 261—279, Uppsala, 1954.
- T u r n e r H. N., Measurement as an aid to selection on breeding sheep for wool production, *Anim. Breed. Abstr.*, 24, 87—118, 1956.
- Y a o T. S., S i m m o n s V. L. and S c h o t t R. G., Heritability of fur characters and birthweights in karakul lambs, *J. Anim. Sci.*, 12, 431—439, 1953.

ГЛАВА ДВЕНАДЦАТАЯ

Наследование продуктивности у домашней птицы

Проф. д-р Х. Хаверман

*Институт разведения и кормления животных
при Боннском университете*

Продуктивность домашней птицы, как и все прочие экономически ценные качества сельскохозяйственных животных, обусловлена многими факторами, точное число и механизм действия которых до сих пор не изучены до конца. Так как эти количественные свойства являются в то же время «физиологическими» признаками и, следовательно, находятся под непосредственным влиянием обменных процессов в организме, то в своем формировании они в значительной мере зависят от целого ряда факторов внешней среды. Поэтому четкий анализ наследования полезных признаков в классическом менделевском смысле был невозможен. Однако за последние 10 лет, пользуясь методами популяционной статистики, пытались определить относительную роль наследственности и окружающей среды в общей изменчивости количественных признаков. Эти математически-статистические определения доли генетической изменчивости, или так называемой степени наследуемости, вычисляемые в разных стадах различными методами, могут сильно варьировать и даже оказаться ошибочными. Тем не менее ими можно пользоваться как важным вспомогательным средством при выборе и проведении наиболее пригодных методов селекции по отдельным количественным признакам, а также при предварительном вычислении ожидаемого повышения продуктивности.

1. Яйценоскость (число яиц)

С начала текущего столетия делались попытки (главным образом американскими учеными) изучить генетическую основу яйценоскости птиц, однако число генов, влияющих на этот признак, до сих пор не установлено. Первую попытку повысить яйценоскость кур сделал в начале XX в. Гоуелл (США), который в течение 9 лет вел отбор среди лучших несушек породы полосатый плимутрок. Его попытки не увенчались успехом. Пирл продолжил эти опыты и высказал предположение, что яйценоскость определяется двумя парами генов, одна из которых является аутосомной, а вторая сцеплена с полом. Более поздние исследования Гудейла и Макмаллена с полом. Более поздние исследования Гудейла и Макмаллена выявили наличие двух аутосомных пар генов. Херст считал, что высокая яйценоскость в течение всего года определяется несколькими доминантными генами, а высокая яйценоскость летом — одним рецессивным геном. Английский генетик Пеннет опроверг в 1930 г. гипотезу Пирла, который предположил, что высокая яйценоскость определяется сцепленным с полом геном L_2 . Он решил, что этот предполагаемый Пирлом ген должен был быть сцеплен с другими известными генами, которые располагались на той же хромосоме. Опытными скрещиваниями, в которые входили сцепленные

с полом фактор серебристости (*S*) и фактор полосатости (*B*), ему удалось доказать, что у потомков, обладавших обоими факторами *S* и *B*, яйценоскость была не выше, чем у тех, которые получили факторы *s* и *b*. Во всяком случае он указал, хотя и на несколько неправдоподобную возможность того, что этот влияющий на яйценоскость ген может лежать на половой хромосоме на таком расстоянии от *B* и *S*, что под действием кроссинговера связь его с одним или с обоими факторами, определяющими окраску оперения, может и не обнаружиться [39].

Затем решение проблемы наследования яйценоскости пытались упростить путем выявления отдельных факторов, влияющих на годовую продуктивность курицы и изучения их в отдельности. Так, Гудейл и Гудейл и Сепборн на основе своих опытов на род-айландах высказали предположение, что годовая яйценоскость домашней птицы определяется пятью следующими факторами:

1) возрастом курицы при откладке первого яйца или при достижении ею половой зрелости;

2) интенсивностью яйцекладки;

3) степенью выраженности инстинкта насиживания;

4) паузами в яйцекладке, в особенности зимней паузой;

5) продолжительностью яйцекладки.

Работу в этом направлении продолжил Хейс [39], который исходил из того, что за эти факторы продуктивности ответственные разные гены.

Относительно влияния этих пяти факторов на яйценоскость мнения отдельных ученых несколько расходятся. Нокс, Джалли и Квинн на основе своих статистических данных считают возраст курицы при достижении ею половой зрелости, интенсивность яйцекладки до 1 марта и продолжительность яйцекладки важнейшими факторами, влияющими на яйценоскость в первом году яйцекладки, так как различия по этим трем показателям составляли 75—79% общей изменчивости годовой продуктивности. Лернер и Тейлор (1943) получили сходные величины, которые в разные годы и при разном учете продолжительности яйцекладки (яйценоскость за 365 дней начиная с момента отложения первого яйца или за первые 500 дней жизни) составили по этим трем факторам 55—91% от общей изменчивости годовой продуктивности [39]. Хейс (1944) установил на 748 несушках породы род-айланд, что по степени влияния этих пяти факторов на яйценоскость их можно расположить в такой последовательности:

1) продолжительность яйцекладки;

2) интенсивность яйцекладки;

3) зимняя пауза;

4) инстинкт насиживания и

5) возраст при достижении половой зрелости (см. табл. 1).

Таблица 1

Влияние на продуктивность первого года яйцекладки каждого из пяти различных отрицательно действующих факторов
(Изменено по Хатту [39], данные Хейса)

| Число несушек | Факторы, снижающие яйцекладку | Средняя яйценоскость, яиц | Отклонение от высшего уровня продуктивности, яиц |
|---------------|--|---------------------------|--|
| 309 | Не имелось | 251,6 | — |
| 19 | Возраст при достижении половой зрелости (свыше 215 дней) | 244,7 | 6,9 |
| 20 | Инстинкт насиживания (в первом году яйцекладки) | 234,8 | 16,8 |
| 195 | Зимняя пауза (свыше 7 дней) | 227,4 | 24,2 |
| 182 | Интенсивность яйцекладки (1—2 яйца в цикле) | 220,2 | 31,4 |
| 23 | Продолжительность яйцекладки (меньше 280 дней) | 196,4 | 55,2 |

Лернер и Тейлор [1943] ставят продолжительность яйцекладки на первое место. Недавно ван Альбада (1955 и 1956) на опытах с белыми леггорнами подтвердил, что важнейшими факторами, определяющими годовую продукцию яиц, являются общая продолжительность яйцекладки и ее интенсивность зимой. Он установил, что отбор племенных несушек из линии по продолжительности цикла или интенсивности первоначальной яйцекладки, а также по их возрасту при откладывании первого годового яйца в первом году яйцекладки, с целью достижения высокой годовой продуктивности у их дочерей, оказался в три раза эффективнее, чем отбор матерей по годовой продуктивности, и в два раза эффективнее, чем отбор по зимней яйцекладке до 1 февраля. Однако, по мнению Хатта [39], относительное значение пяти перечисленных факторов различно в зависимости от способа исчисления яичной продуктивности. Если вычислять продуктивность в течение 365 дней после снесения первого яйца или, как это принято в Германии, в течение 365 дней после 1 октября, то в этом случае особое значение имеет продолжительность яйцекладки. Если же для исчисления средней продуктивности берется яйценоскость за первые 500 дней жизни, то здесь особую роль играет возраст при откладывании первого яйца, то есть известная скороспелость наряду с хорошим живым весом. Кроме пяти упомянутых факторов, которые, по-видимому, определяются специальными генами, целый ряд других генов может влиять на яйценоскость косвенно, например гены, определяющие вес тела, так как более тяжелые несушки обычно начинают откладывать яйца позже, чем легкие. Это может быть обусловлено как генами позднего полового созревания, так и генами большего живого веса. Далее, известно, что часто куры, несущие более крупные яйца, откладывают их в меньшем количестве, чем те, которые несут мелкие яйца. Причиной этого могут быть гены или более высокой интенсивности яйцекладки, или меньшего веса яиц. При этом яйценоскость зависит отчасти от способности несушек эффективно использовать корм прежде всего не для отложения жира, а для продукции яиц. Эти процессы, как и активность желез внутренней секреции или устойчивость к определенным болезням (например, к лейкозу), очевидно, также обусловлены генотипом. Такие многочисленные возможности косвенного влияния на яйценоскость со стороны различных специальных генов, разумеется, очень трудно учесть и проанализировать.

Отдельные факторы, влияющие на яичную продуктивность, установленные Гудейлом около сорока лет назад, изучались довольно подробно в их взаимозависимости с другими физиологическими признаками, и их генетические основы уже теперь можно считать достаточно выясненными.

Возраст курицы при снесении первого яйца служит критерием ее половозрелости. Вообще следует отдавать предпочтение молодкам, которые раньше начинают яйцекладку. Однако они должны при этом иметь хороший живой вес во избежание откладки слишком мелких яиц. На скорость полового созревания влияет дата вывода, точнее говоря, длина светового дня, продолжительность естественного или искусственного освещения, а также живой вес.

Чтобы выяснить зависимость между датой вывода и половым созреванием, Аппи и Томпсон выводили цыплят одной линии леггорнов в течение всего года с интервалами в 14 дней и установили, что куры, вылупившиеся с середины ноября до середины января, начинали нестись в возрасте около 170 дней, а те, которые вывелись с середины апреля до середины июня, — только в возрасте 210 дней, так как время их интенсивного роста совпало с осенне-зимним укорочением дня [39]. По исследованиям Байерли и Нокса [1946], каждому запаздыванию вывода на два дня после 21 марта соответствовало увеличение возраста половой зрелости курицы на 1 день. Поэтому при анализе наследственной изменчивости этого признака для оценки семейства совершенно необходимо

учитывать дату вывода и вносить на нее поправку. Определение наследственных предпосылок в отношении полового созревания при искусственном освещении (для ускорения созревания) при позднем выводе в конце лета и осенью связано с большими трудностями.

Зависимость между скороспелостью и живым весом подтверждается тем, что, как известно, куры легких пород с небольшим живым весом по большей части начинают нестись раньше, чем более тяжелые породы. Гудейл в опытах по отбору на больший вес яиц установил также автоматическое увеличение среднего живого веса и возраста при откладке первого яйца [39]. То же обнаружил и Лернер (1946), проводивший отбор по длине плюсны среди кур породы белый леггорн, хотя при отборе второму фактору не придавали большого значения.

Отклонения в возрасте полового созревания могут быть обусловлены и другими факторами, влияющими на рост и развитие: так, противочумные прививки цыплятам могут задерживать начало яйцекладки или, наоборот, кормление определенными рационами может ускорить половое созревание.

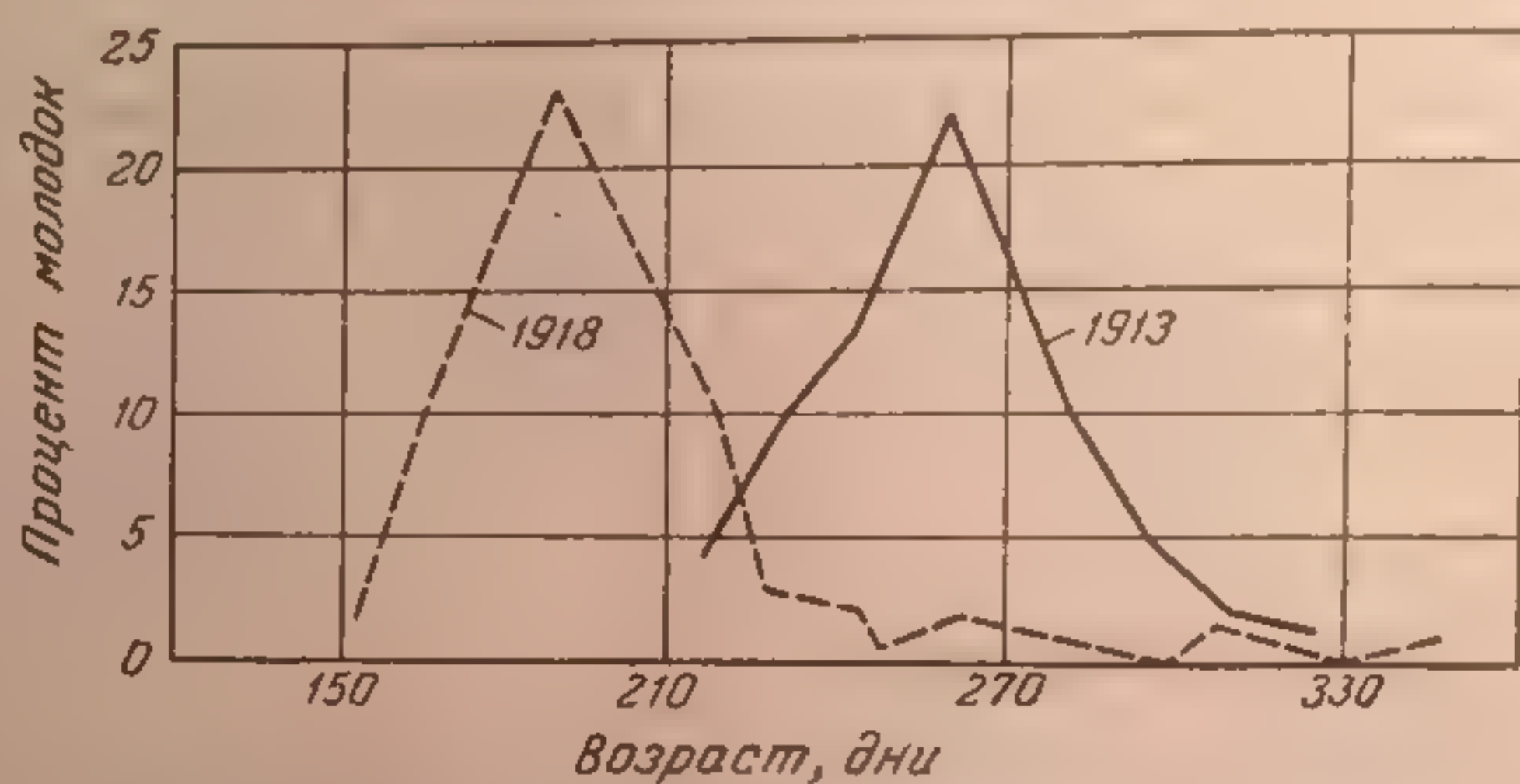


Рис. 130. Распределение молодок породы род-айланд по возрасту при снесении первого яйца до начала селекционной работы (1913 г.) и после пяти лет селекционной работы (1918 г.). (Изменено по Хатту [39]; цифровые данные Гудейла и Сенборна).

Относительно генетической основы возраста полового созревания известно следующее: компоненты этого признака считаются наследственными, хотя точный ход наследования его еще неясен. Согласно приведенным выше данным опытов Гудейла и Лернера, можно считать, что, например, более позднее половое созревание обусловлено не специфическими генами, а автоматически связано с увеличением живого веса. Однако возможность изменения возраста половой зрелости под действием отбора была показана Гудейлом и Сенборном (рис. 136), которым за пять лет удалось уменьшить средний возраст полового созревания в стаде род-айландов с 256 до 194 дней [39].

Далее, Хейсу и Сенборну удалось сохранить у род-айландов возраст полового созревания, равный 196 дням, в то время как живой вес на протяжении 5—7 лет селекции повысился примерно на 230 г.

Данные двух последних опытов позволяют сделать вывод о наличии специальных генов, ответственных за половое созревание. Дальнейшее доказательство этому было получено Уотерсом при скрещивании кур белый леггорн со светлыми брама, причем некоторые помеси первого и второго поколений с живым весом 2,7 кг начинали нестись в то же время, что и леггорны (со средним весом в 1,6 кг) [39].

Однако число генов, участвующих в определении половой зрелости, еще неизвестно. Хейс полагал, что наряду с аутосомными генами здесь участвуют и гены, сцепленные с полом. Уоррен тоже пришел к этому выводу при работе по отбору двух линий род-айландов, возраст которых

в момент достижения ими половой зрелости различался на 6–7 недель. В реципрокных, а также обратных скрещиваниях курочек R_1 со скороспелым похожи на отцовскую линию. Уотерс у помесей леггорн \times брама также установил влияние на скороспелость генов, сцепленных с полом [39].

В более поздних исследованиях Хейзел и Ламуре (1947), а также Лернер и Круден (1951) не нашли доказательств сцепления с полом наследования скороспелости, в то время как Ойши (1954) установил в отношении того же признака комбинированное действие сцепленных с полом генов и гетерозиса, причем первое он считал менее значительным.

Имеется целый ряд данных о наследуемости этого признака, впрочем, довольно значительно различающихся между собой. Первую сводку о величине показателей наследуемости дали Шоффнер и Слоун (1948): так, по Лернеру и Тейлору (1943), эта величина равна 22%, по Лернеру (1945), — 16 и 33%, по Хейзелу и Ламуре (1947), — 27%, по Комстоку, Бостану и Дирстайну (1947), — 12–45%, а по Шоффнеру и Слоуну (1948) при учете степени инбридинга, — 25,5%. Лернер и Круден (1951) определили величину наследуемости полового созревания, равную 20–30%, по данным Крюгера и др. (1952), она составляет 20%. Книгг и Хендерсон (1954), вычислив среднюю из всех данных, получили 27%. Эти же авторы, учитывая влияние различных сроков вывода, получили в своих собственных опытах очень высокий показатель наследуемости — 52%. Такой же высокий процент (48%) получил Ямада (1956, Япония), у Пилера, Глезенера и Блоу (1955) он составил 21–40%, у Фарнsworthа и Нордскога (1955) — 40%, а у Джерома, Хендерсона и Кинга (1956) — 30%, то есть величину, очень близкую к средней (27%), вычисленной Книггом и Хендерсоном. При растянутом на 11–17 недель периоде инкубации Абпланальп (1956), как и Книгг с Хендерсоном, установил отчетливое влияние срока вывода на возраст при откладке первого яйца. Однако он не придавал большого значения дате вывода при комбинированной селекции, при которой учитывается как средняя продуктивность семейства, так и индивидуальная яйценоскость. В своих опытах с уравниваемыми и неуравниваемыми сроками вывода он нашел, что показатель наследуемости полового созревания равен 12–16%.

Под интенсивностью яйцекладки понимают яйценоскость за самый короткий период, чтобы таким образом как можно больше исключить влияние условий окружающей среды. Для исчисления интенсивности яйцекладки можно брать различные отрезки времени. Хейс и Сенборн исчисляли ее количеством яиц, снесенных за первые 60 дней после отложения первого яйца или за период от снесения первого яйца до 1 марта, учитывая при этом и среднюю длину цикла, то есть число дней непрерывной яйцекладки. Уоррен и Скотт обнаружили зависимость между продолжительностью цикла и длиной светового дня. Хейс показал, что осенью и в начале зимы промежутки между откладкой отдельных яиц постоянно возрастают, сокращая тем самым цикл, затем интервалы уменьшаются, и в апреле цикл яйцекладки становится самым продолжительным. В период с апреля по сентябрь значение светового воздействия уменьшается, по-видимому, в связи с тем, что большинство дней этого периода несушки получают такое количество света, которое обеспечивает оптимальную яйцекладку, или же его стимулирующее воздействие постепенно прекращается. Согласно исследованиям Байерли и Мура, цикл яйцекладки можно было удлинить путем продления светового дня до 14 часов с помощью искусственного освещения и последующего воздействия темноты в течение 12 часов [39].

В многочисленных исследованиях была выявлена отчетливая положительная корреляция между факторами, влияющими на интенсивность яйцекладки и общим числом яиц за год. Наиболее благоприятным отрезком времени для исчисления интенсивности с целью заключения о годовой продуктивности Гаррис и Гудейл на основе своих опытов считают осень, зиму и конец лета, а не период с марта по июнь. Лернер и Тейлор, напротив, считают зимние месяцы и начало весны более благоприятными для прогноза годовой яйценоскости, чем лето и осень, а Хейс и Сенборн выдвинули на первый план среднюю продолжительность цикла в период от снесения первого яйца до 1 марта и установили, что хорошая племенная несушка должна давать в каждом цикле не менее трех яиц [39]. Так, вычисленный Хейсом (1944) коэффициент корреляции между продолжительностью зимних циклов и годовой продуктивностью равен $+0,501$. В опытах с белыми леггорнами ван Альбада (1955) также нашел высокий коэффициент корреляции ($+0,618$) между продолжительностью цикла за очень короткий отрезок времени (первые два месяца яйцекладки) и яйценоскостью за год, чем подтвердил данные Хейса, а также Сенборна и Хейса.

Влияние наследственности на интенсивность яйцекладки можно видеть из того, что в разных семействах кур одной и той же породы она различна, как это наблюдали Годфри и Джалл, Томхэв и Хейс в различных опытах. Однако число участвующих в этом генов неизвестно, и их очень трудно определить [39]. Наследуемость интенсивности яйцекладки у белых леггорнов составляет, по Лернеру и Тейлору, 22% [44].

Перерывы (паузы) в яйцекладке наблюдаются у многих молодых. Они могут длиться в первом году яйцекладки от нескольких дней до нескольких недель и даже до 1—2 месяцев. Такие паузы наступают чаще всего в зимние месяцы. Причиной их могут быть прежде всего неблагоприятные условия внешней среды (низкие зимние температуры, болезни или паразиты), определенную роль здесь играет, по-видимому, и наследственность. Хейс (1944) в опытах с род-айландами считал промежуток в 4 дня, когда не было отложено ни одного яйца, зимней паузой, потом он увеличил этот срок до 8 дней. Лернер и Тейлор (1947) тоже считали 7-дневный период, в течение которого куры не откладывали яиц, зимней паузой. За 9 лет селекционной работы они вывели две линии белых леггорнов, у которых зимняя пауза встречалась у 83 и 51% несушек. В обеих линиях частота и длительность зимней паузы сильно варьировали в разные годы, что указывает на незначительную долю наследственного влияния. Однако между зимней паузой и продукцией яиц за первый год яйцекладки обнаружилась известная зависимость, так как у менее продуктивных несушек паузы наступали чаще, чем у высокопродуктивных. К подобным выводам пришел и Хейс (1944) в опытах с род-айландами. При этом остается открытым вопрос о том, связаны ли различия между отдельными линиями по паузам в яйцекладке с уменьшением числа генов зимней паузы или с увеличением числа генов, определяющих хорошую яйценоскость. Наследуемость зимней паузы у белых леггорнов равна, по Лернеру и Тейлору (1947), 10%, то есть меньше, чем для признака интенсивности яйцекладки, в то же время Хейс (1951) для род-айландов определил наследуемость этого признака в 6%, а для продолжительности паузы — 34%. Кроме того, он нашел очень тесную корреляцию между наступлением пауз в яйцекладке и ее интенсивностью.

Сезон яйцекладки заканчивается началом первой полной линьки, которая у хороших несушек в общем наступает несколько позднее, чем у плохих. При этом снижение яйценоскости идет более или менее параллельно сокращению светового дня в конце лета. Путем искусственного освещения осенью удастся на некоторое время отодвинуть начало линьки. Естественное укорочение дня осенью одинаково действует на всех несушек, в том

числе и на позднеспелых, поэтому между возрастом несущки при снесении первого яйца и продолжительностью яйцекладки должна существовать высокая отрицательная корреляция. Хейс и Сенборн установили, что 32% различий в продолжительности биологического года яйцекладки (период от снесения первого яйца до последнего перед полной линькой представляет собой биологический год яйцекладки) обусловлены различиями в возрасте при снесении первого яйца. Однако различия между отдельными несушками по времени окончания яйцекладки довольно велики и в известной мере обусловлены не только влияниями окружающей среды, но и наследственностью. Хейс и Сенборн у более чем 900 род-айландов установили различия в продолжительности яйцекладки от 80 до 484 дней (в среднем 364 дня). При этом, по исследованиям Гарриса, Льюиса, Гринмеда и других авторов, существует статистически достоверная корреляция между началом линьки в первом и последующих двух-трех годах яйцекладки. Между продолжительностью яйцекладки и сроками линьки Хейс и Сенборн на род-айландах, а Лернер и Тейлор на белых леггорнах установили статистически достоверную отрицательную корреляцию, так как у тех птиц, у которых линька наступает раньше, продолжительность ее больше. Между продолжительностью яйцекладки и продуктивностью в первый год яйцекладки степень корреляции особенно высока и превосходит корреляции с другими признаками. На основании своих опытов Лернер и Тейлор пришли к выводу, что возраст птицы при откладывании последнего яйца является самым важным фактором для годовой яйценоскости. Хейс установил, что куры, которые перестали нестись раньше, чем через 280 дней после снесения первого яйца, дают в год примерно на 55 яиц меньше. При этом он также считал, что продолжительность яйцекладки является самым важным из пяти наследственно обусловленных факторов, влияющих на уровень продуктивности первого года. Однако, по Хатту [39], эти выводы пригодны лишь для вычисления яйценоскости первого года яйцекладки в течение 365 дней после отложения первого яйца, так как ему в его опытах удалось за несколько лет (Хатт и Коул, 1947) без учета продолжительности яйцекладки повысить среднюю яйценоскость двух линий леггорнов. Он вел учет продуктивности лишь до 500-го дня жизни птицы, то есть учетный период был на 55 дней короче.

Так как количество света влияет и на начало яйцекладки и на ее продолжительность, Хатт [39] высказал предположение, что определенные гены могут влиять на реактивную способность кур по отношению к действию света и тем самым на оба фактора. Джалл [44] считает весьма вероятным, что общая продукция яиц за первый год яйцекладки, а также скороспелость, интенсивность яйцекладки и ее продолжительность определяются главным образом одними и теми же генами. Он подкрепляет эту точку зрения данными Лернера и Крудена (1948) о том, что показатели наследуемости яйценоскости у белых леггорнов были почти в течение целого года константными.

По инстинкту насиживания отдельные породы и линии значительно отличаются между собой. Среди белых леггорнов обычно почти не встречаются насиживающие куры, тогда как у среднетяжелых и тяжелых пород инстинкт насиживания выражен значительно сильнее. Поведение кур при насиживании, продолжительность и частота клохтаний весьма разнообразны, и это усложняет селекцию против инстинкта насиживания. Инстинкт насиживания может проявиться в первом, во втором или даже в третьем или четвертом году яйцекладки. При этом в первый год яйцекладки он проявляется от одного до тринадцати раз. Хейс и Сенборн установили, что из 1122 кур породы род-айланд у 27,8% инстинкт насиживания проявлялся один раз, у 23,1% — два, у 19,6% — три, у 13,3% — четыре, у 6,4% — пять, у 4,2% — шесть, у 2,5% — семь, у 3,1% — от восьми до тринадцати раз [39]. Известны также определенные факторы, например высокая температура и темнота, а также присутствие цыплят вблизи несушек, которые способствуют проявлению инстинкта насиживания.

Причиной насиживания является повышенное выделение гормона пролактина передней долей гипофиза. Пролактин препятствует образованию полового гормона, стимулирующего фолликулы. Однако фактор инстинкта насиживания проявляется не только у кур. К насиживанию способны также каплуны. Н ал б ан д о в у и К а р д у (1945) путем инъекций пролактина не удалось, правда, вызвать инстинкт насиживания у петухов пород корниш, белый леггорн и белый илимутрок, но птенцов они водили¹.

Влияние инстинкта насиживания на годовую яйценоскость неодинаково. Во всяком случае в большинстве опытов наблюдалось уменьшение средней годовой яйценоскости у насиживающих кур, хотя имеются наблюдения, что насиживание почти не влияло на среднюю годовую яйценоскость. Х е й с в течение восьми лет отбирал линии род айландов с инстинктом насиживания и без него и в отдельные годы обнаружил весьма значительные различия в продуктивности, которые составляли от 8 до 48 яиц на голову в год. В среднем за весь период куры ненасиживающей линии несли 210, а насиживающие — 179 яиц в год.

Х е й с и С е н б о р н наблюдали, что у кур, отличающихся особо хорошей зимней яйценоскостью, тенденция к насиживанию проявляется летом. Это характерно для среднетяжелых пород суссекс и род айланд и считалось в Германии недостатком этих пород. Н о к с, Д ж а л л и К в и н н установили на род-айландах, что насиживающие куры начинали нестись позднее, а интенсивность и продолжительность яйцекладки были меньше [39]. Опыты Д ж а л л а [44] на белых леггорнах и род айландах дали сходные результаты, тогда как Х е й с (1944) и Л а н с о н (1948) нашли у род-айландов разницу в 2—3 яйца в год между насиживающими и ненасиживающими курами. Результаты отдельных опытов приведены в таблице 2.

Таблица 2

Средняя годовая продукция яиц у насиживающих и ненасиживающих кур различных пород и линий (Изменено по Х а т т у [39])

| Автор | Ненасиживающие куры | Насиживающие куры | Разница |
|--|---------------------|-------------------|---------|
| Х е й с и С е н б о р н (род-айланд) | 181,3 | 164,9 | 16,4 |
| Х е й с (род-айланд, насиживающая линия) . . | 184,9 | 177,5 | 7,4 |
| Х е й с (род-айланд, ненасиживающая линия) | 212,2 | 203,4 | 8,8 |
| Д ж а л л (род-айланд) | 205,0 | 180,0 | 25,0 |
| Д ж а л л (белый леггорн) | 194,0 | 153,0 | 41,0 |
| Х е й с (род-айланд) | 272,0 | 269,0 | 3,0 |
| Л а н с о н (род-айланд) | 271,4 | 269,1 | 2,3 |

Различия в проявлении инстинкта насиживания у разных пород и линий указывают на то, что на этот признак должны влиять наследственные задатки, точное число и характер которых, однако, неизвестны. П е н н е т и Б е й л и, а также Г у д е й л считали, что в формировании инстинкта насиживания принимает участие несколько аутосомных генов, причем Гудейл предположил, что это комплементарные гены. Так как при межпородном скрещивании процент насиживающих кур в F_1 обычно возрастает, гипотеза комплементарных генов получила подкрепление. Р о б е р т с и К а р д установили на основе опытов по реципрокному скрещиванию между белыми леггорнами и темными бойцовыми курами породы корниш, что в формировании инстинкта насиживания участвуют связанные с полом гены, так как он проявился у 88% дочерей, полученных от скрещивания с петухами корниш и лишь у 37% дочерей, полученных от скре-

¹ В более поздних работах японских авторов сообщается, что с помощью инъекций пролактина им удавалось вызывать инстинкт насиживания и у петухов.—Прим. ред.

щивания с петухами леггорн [39]. Уоррен (1942), Кауфман (1948) и Мюллер (1952) в опытах по межпородному скрещиванию получили сходные данные, и это привело их к гипотезе об участии в формировании инстинкта насиживания еще (по меньшей мере одного) сцепленного с полом гена, кроме одного аутосомного. Хейс [39], напротив, не нашел у род-айландов никаких признаков сцепленного с полом наследования. Согласно рокового скрещивания японских кур нагойя (насиживающие куры) с белыми леггорнами (ненасиживающие), участие сцепленных с полом генов в наследовании инстинкта насиживания было весьма отчетливым. По Саеки, этот признак у породы нагойя имеет коэффициент наследуемости меньше чем 20%. Тот факт, что процент насиживающих кур среди крупных и мелких пород очень различен, а также что имеются большие различия в продолжительности и частоте насиживания в пределах разных пород и линий, заставляет сделать вывод об участии большого числа генов в формировании этого признака. Однако путем строгого отбора можно уменьшить как процент насиживающих кур, так и продолжительность периода насиживания у отдельных особей. Так, Гудейлу за 5 лет отбора удалось уменьшить процент насиживающих кур в одном стаде род-айландов с 91 до 19, а число периодов насиживания — с 5,4 до 1,9. Позднее Хейс и Сенборн снизили процент насиживающих кур в том же стаде до 2,2. Дальнейшее снижение этого процента Хатт [39] считает невозможным, так как инстинкт насиживания в первом году яйцекладки проявляется не у всех кур и может проявиться во втором, третьем или четвертом году. У ненасиживающих индюшек Мак-Картни (1956), как и некоторые исследователи до него, наблюдал более высокую яйценоскость, нежели у насиживающих, и установил, что это нежелательное свойство удавалось значительно снизить путем индивидуального отбора.

Определение наследуемости яичной продуктивности в первый год яйцекладки, а также продуктивности за различные отдельные отрезки времени проводилось многими авторами. Шоффнер и Слоун сделали в 1948 г. обзор опубликованных до этого времени работ по наследуемости годовой продуктивности оставшихся в живых кур. Согласно этому обзору, наследуемость данного признака, по Комстоку, Бостману и Дирстейну (1947), составляет 16—47%, по Мунро (1936)—20—25%, по Мунро, Берду и Гопкинсу (1937)—31%, по Лернеру и Тейлору (1943)—23%, а по Шоффнеру и Слоуну (1948)—34%. Такой же высокий показатель получили Лернер и Круден (1948)—33%, Лернер [52] и Уилсон (1948)—оба 31%. По Крюгеру и др. (1952), наследуемость яйценоскости за 319 дней после перевода в птичник составила 77 и 25%. Книг и Хендерсон (1954) вычислили среднее из всех опубликованных к тому времени показателей наследуемости этого признака и получили величину 31%, совпадающую с той, которую они получили в собственных опытах, правда, с поправкой на сроки вывода. Хилл, Дикерсон и Кемпстер (1954) нашли наследуемость яйценоскости в первый год яйцекладки равной 24%, а Моррис (1956)—для яйценоскости за первые 72 недели жизни—33%. Джером, Хендерсон и Книг (1956), напротив, получили значительно меньшую величину—12%—для наследуемости яйценоскости за период 365 дней от спесения первого яйца и отнесли ее за счет исключительной большой доли неаддитивной доминантной изменчивости этого признака в общей доле генетической изменчивости. Оливер, Борен и Андерсон (1957) нашли коэффициент наследуемости, равный 15, тогда как Абпланальп (1956) получил несколько большую величину—21—24%—и установил лишь небольшое влияние срока вывода на наследуемость этого признака.

Лернер [52], Лернер и Хейзел (1947), Демпстер и Лернер (1947) положили в основу своих определений индекс

продуктивности, который охватывает продуктивность всех несушек, переведенных с начала яйцекладки в птичник (а следовательно, включает и признак смертности), и получили очень низкую величину — около 5%. Кинг и Хендерсон (1954), напротив, нашли в четыре раза большее значение для наследуемости индекса продуктивности (20%) с учетом влияния сроков вывода. Хилл, Дикерсон и Кемпстер (1954) получили ту же величину, а Шелдон (1956) и Моррис (1956) еще большую — 25—31%, объясняя ее низкой смертностью в подопытном стаде.

В определениях наследуемости яйценоскости за разные отрезки времени (например, яйценоскость в разные месяцы, общая яйценоскость за зимний период и за первый год яйцекладки) получены также неодинаковые результаты. Лернер и Круден (1948) в стаде белых леггорнов установили, что наследуемость продуктивности за весь первый год яйцекладки была почти постоянно равна 33%. Моррис (1956) получил почти такую же величину для неполной и общей годовой продуктивности. По Хогсетту и Нордскогу (1956), наследуемость зимней яйценоскости составила 30%, а влияние разницы в сроках вывода — 10% от общей изменчивости между линиями. Абилапальп (1956, 1957) также установил отчетливое влияние сроков вывода на наследуемость зимней яйценоскости, которое он определил равным 23—31%. Кинг и Хендерсон (1954) нашли снижение показателя наследуемости как для индекса продуктивности, так и для яйценоскости по периодам до 1 января, 1 марта, 1 июня, в то время как Джером, Хендерсон и Кинг (1956) получили для яйценоскости в первом, первом и втором, первом, втором и третьем, а также в первом, втором, третьем и четвертом месяцах яйцекладки возрастание показателя наследуемости. Так как между частичной (до 1 января) и общей продуктивностью первого года яйцекладки удалось установить высокую генетическую корреляцию [см. также Лернер и Круден (1948) и Хармс (1955)], отбор племенной птицы проводится теперь по их частичной продуктивности. Это позволяет использовать на племя уже молодых курочек, что само по себе является большим преимуществом с экономической точки зрения, так как в процессе селекционной работы сокращает промежуток между поколениями.

И н д е й к и

Наследование яйценоскости у индеек изучал Асмундсон (1938, 1941). Он считал, что наследуемость этого признака у индеек определяется, как и у кур, несколькими генами. По Уилсону и Джонсону (1946), она составила всего 2%, по Шекли и др. (1952) — 40%, а по Ноксу и Марсдену (1954) — 34—38%. Блоу и Глезенер (1954) определили ее равной 13%, Мак-Картни (1955) — 29%. Он же рекомендовал применять комбинированные методы отбора для повышения яйценоскости индеек.

В итоге можно сказать, что показатели наследуемости яйценоскости в определенных опытах подвержены значительным колебаниям в результате применения разных методов определения, а также из-за различий стад и условий содержания. По сравнению же с соответствующими показателями для веса яиц и живого веса он относительно невысок, поэтому отбор на племя лучше всего вести с учетом как индивидуальной, так и средней яйценоскости по семействам.

III. Вес яиц

Вес яиц представляет собой также количественный признак и подвержен влиянию неопределенного числа генов. Различия в весе яиц среди кур одного стада нередко бывают довольно значительными, так как они обусловлены еще и влияниями многочисленных факторов окружающей среды. Было

поставлено много опытов с целью выяснить тип наследования веса яиц и установить при этом взаимосвязь этого признака с другими наследственно обусловленными признаками птицы.

Меньшее значение здесь имеет связь между весом яиц и другими их внешними признаками. Так, вес яйца как у кур, так и у индеек обнаруживает тесную корреляцию с длиной и еще большую — с шириной. Однако из компонентов яйца вес белка обнаруживает наибольшую, а вес скорлупы и желтка — наименьшую связь с весом яйца [39].

Большое значение для веса яиц имеет его связь с весом птицы как во взрослом состоянии, так и при достижении половой зрелости, а также с возрастом при снесении первого яйца, то есть со скороспелостью; что касается зависимости веса яиц от живого веса, то, как выяснилось из многих опытов, в пределах одной и той же породы более легкие куры обычно несут и более мелкие яйца (табл. 3).

Таблица 3

Изменение среднего веса яйца (г) у кур породы белый плмутрок в зависимости от живого веса при достижении половой зрелости
(Изменено по Джаллу [44], данные Функа и Кемпстера)

| Живой вес при достижении половой зрелости, кг | Средний вес яйца по первым десяти штукам | Средний годовой вес яйца | Максимальный месячный вес яйца |
|---|--|--------------------------|--------------------------------|
| 1,6—2,0 | 47,8 | 54,9 | 56,8 |
| 2,1—2,5 | 52,4 | 55,2 | 57,5 |
| 2,5—2,9 | 54,8 | 56,6 | 58,4 |
| 3,0—3,4 | 58,3 | 59,9 | 61,2 |

Однако эта зависимость нелинейная. Это видно также из анализа веса яиц у кур различных пород, так как крупные куры с живым весом, нередко вдвое большим, чем у мелких пород, несут яйца с таким весом, который лишь на одну треть превышает вес яиц мелких пород. В стаде белых леггорнов, где проводился отбор на генетическую устойчивость против лейкоза, Хатт [39] обнаружил, что наряду с возрастанием живого веса увеличивается и вес яиц. Через четыре поколения средний вес яиц увеличился с 53,6 до 57 г, а живой вес — с 1690 до 1786 г. Однако в последующие три года живой вес продолжал возрастать, тогда как вес яиц остался на том же уровне. Тем самым вновь подтвердился тот факт, что у крупных кур данной породы зависимость между весом яиц и живым весом выражена слабее, чем у более мелких (рис. 131).

Тесная связь между весом яиц и живым весом видна также из того, что некоторое снижение живого веса, наблюдаемое обычно к концу года яйцекладки, сопровождается понижением веса яиц. С увеличением веса тела вес яиц вновь возрастает. Эта зависимость, установленная на одном стаде род-айландов, иллюстрируется на рисунке 132.

Однако с хозяйственной точки зрения автоматическое возрастание живого веса с возрастанием веса яиц, например, у крупных пород нежелательно, так как оно связано с большим расходом корма. По-видимому, повысить вес яиц без повышения живого веса невозможно.

По вопросу о корреляциях между весом яиц и половой зрелостью (возраст при снесении первого яйца) или живым весом при достижении половой зрелости мнения несколько расходятся. Установлено, что с уменьшением возраста при достижении половой зрелости, а тем самым и при уменьшении живого веса, вес первых

отложенных яиц снижается. Липпикотт у белых леггорнов, Джалл у полосатых плмутроков, а Аксельсон у различных помесей нашли тесную корреляцию между возрастом и живым весом при снесении первого яйца и средним весом первых десяти яиц [39]. Но в отношении

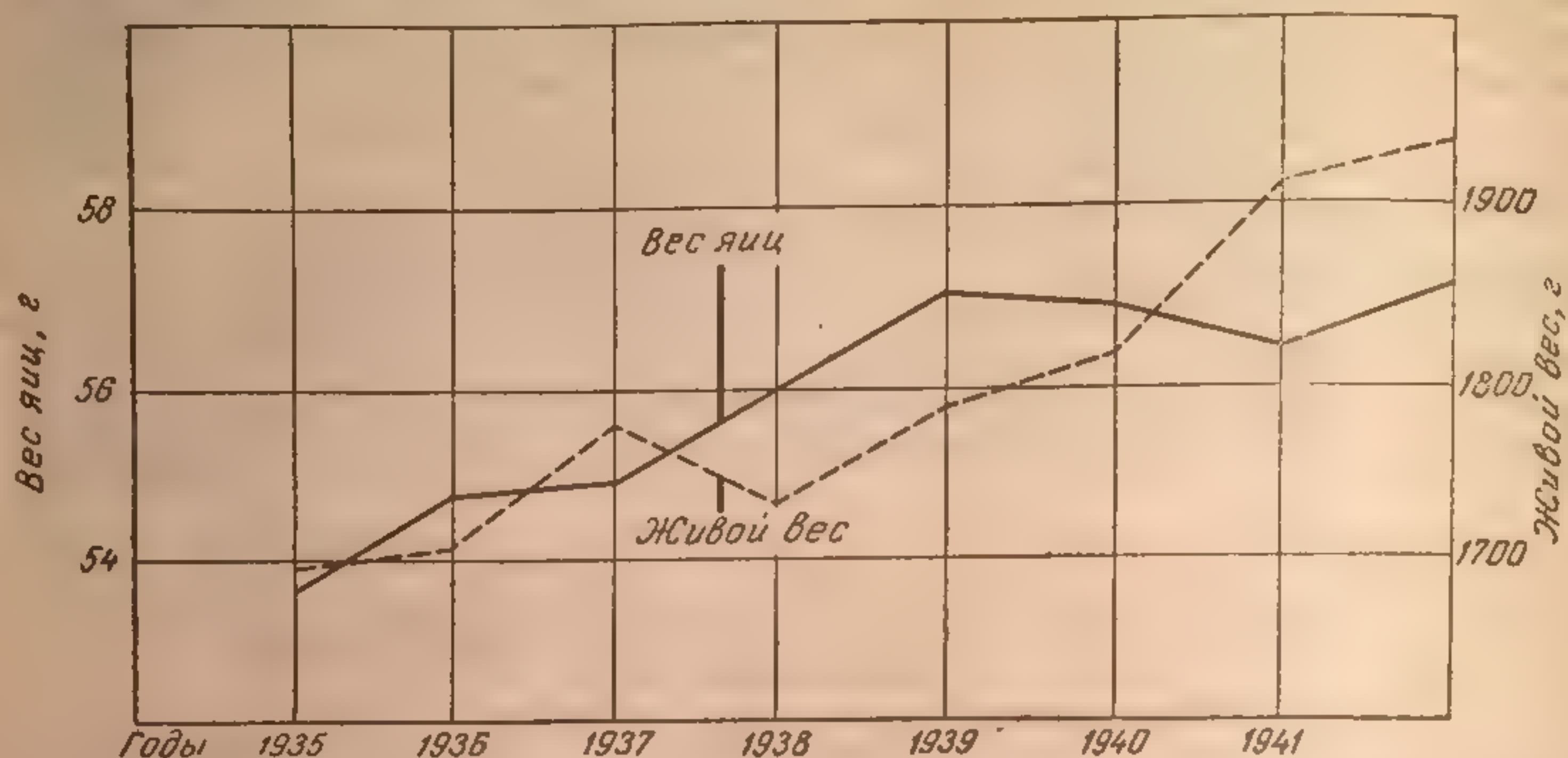


Рис. 131. Кривая, демонстрирующая возрастание среднего веса яиц наряду с возрастанием среднего живого веса несушек в одной линии белых леггорнов (изменено по Хатту [39]).

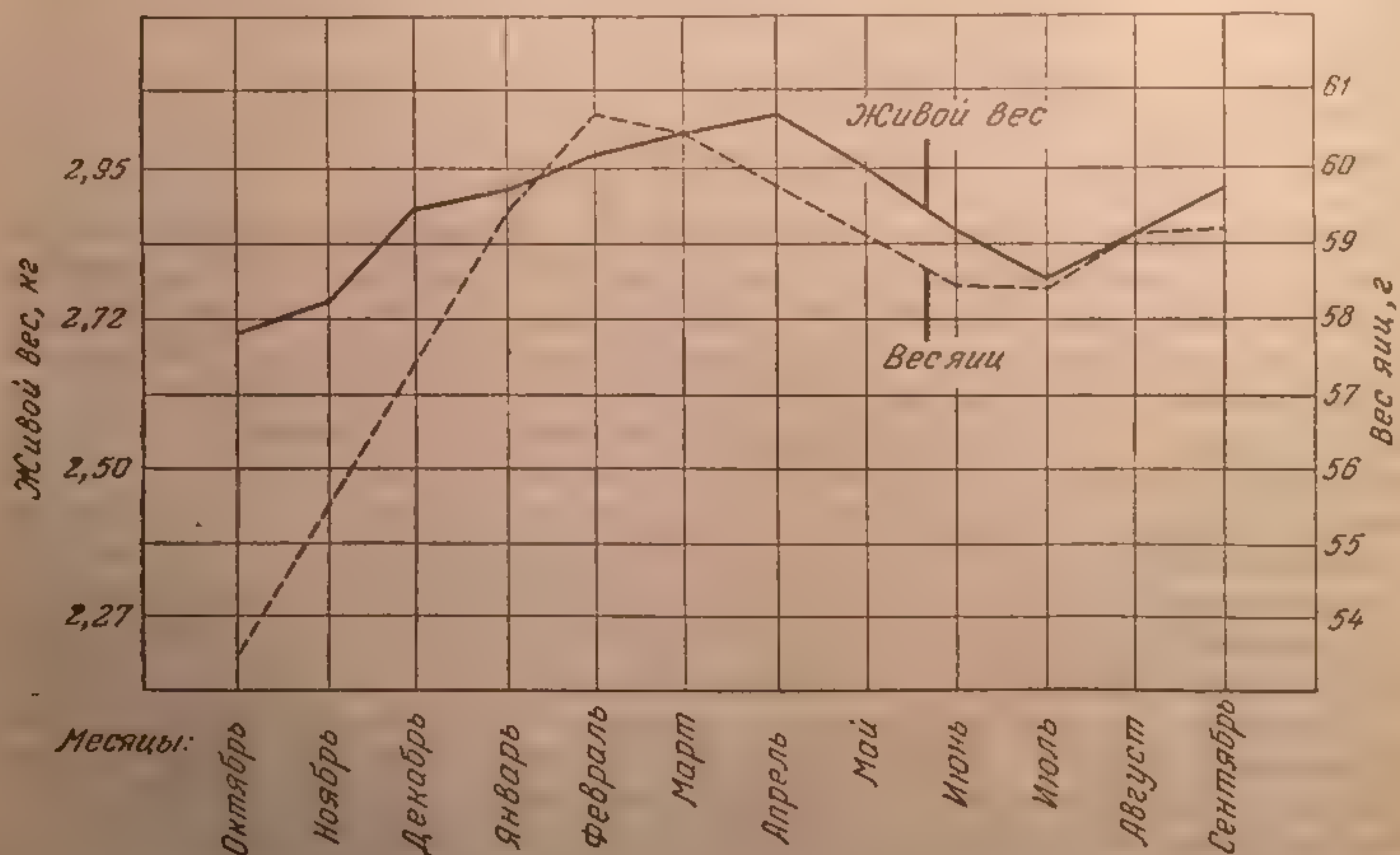


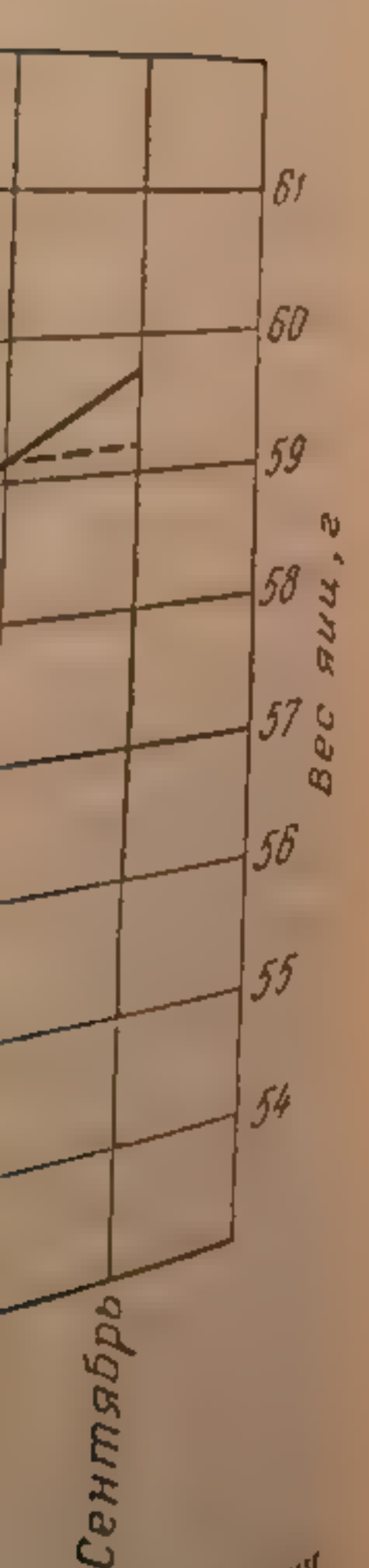
Рис. 132. Изменение живого веса и среднего веса яиц в течение первого года яйцекладки у 267 несушек породы род-айланд (изменено по Хатту [39]).

среднего веса всех яиц, отложенных за первый год яйцекладки, мнения о зависимости между возрастом и весом тела при откладке первого яйца расходятся. Хейс у род-айландов, а Функ и Кемпстер у белых плмутроков нашли более тесную корреляцию между средним весом яиц и живым весом во взрослом состоянии, нежели с весом при достижении половой зрелости. Олсен и Нокс получили увеличение среднего годо-

Леггорны, у которых при снесении первого яйца вес тела и вес яиц были выше, чем у других пород. Но в отношении



наряду с возрастом леггорнов (изменено)



года яйценоскости (39)).
адки, мнения
первого яйца
те р у белых
им весом яиц
достижения
реднего годо-

вого веса яиц без повышения возраста при снесении первого яйца. Напротив, в исследованиях Мау выявилась статистически достоверная зависимость среднегодового веса яиц от возраста при достижении половой зрелости, так как скороспелые куры породы леггорн откладывали за год в среднем более айландах [39]. Чем раньше куры начинали яйцекладку, тем больше времени ных несущек (и пород) переходить в кратчайший срок к откладыванию яиц нормального веса (56 г), по-видимому, весьма различна и зависит от ряда внешних и внутренних факторов.

Взаимодействие этих трех признаков — возраста при снесении первого яйца, веса тела и веса яиц — особенно отчетливо выступает в опытах Гудейла, который после пяти лет селекции белых леггорнов смог повысить средний вес шестого десятка яиц (от начала кладки) с 48,7 до 58,2 г, причем возраст при откладывании первого яйца повысился одновременно со 185 до 199 дней, а вес тела в тот же период — с 3,4 до 4,2 фунтов [39].

До сих пор не удалось установить четкой зависимости между средним весом яиц и продукцией яиц за год кладки. Предположение о том, что средний вес яиц обязательно уменьшается с увеличением годовой продуктивности, во многих опытах не подтвердилось. Так, Мербл установил, что маленькие яйца несут как низкопродуктивные, так и высокопродуктивные куры, а Джалл, по данным четвертого шотландского конкурса яйценоскости, нашел, что куры, откладывавшие яйца с весом, превышающим средний вес для породы, дали меньше яиц, чем те, у которых вес яиц был ниже среднего для породы. Беннион и Уоррен на белых леггорнах не нашли зависимости между весом яиц и продуктивностью [39]. Блис (1952) на основе своих опытов с куропатчатой итальянской породой приходит к выводу о том, что вес яиц отрицательно коррелирует с яйценоскостью, но что у худших несущек эта зависимость не обнаруживается. По данным Вайатта (1954), селекция на повышенную зимнюю яйценоскость сопровождается уменьшением веса яиц и веса тела в марте. Однако сравнить данные этих опытов довольно трудно, так как определение среднего веса яиц производилось весьма произвольно.

В отношении зависимости между весом яиц и интенсивностью яйцекладки удалось установить, что курам с более высокой интенсивностью яйцекладки, то есть с длинными циклами, требовалось больше времени для достижения более высокого веса яйца, чем тем, которые отличались менее интенсивной яйценоскостью. Но снижение живого веса в конце биологического года яйцекладки было у первых несколько меньше, чем у вторых. Внутри циклов, по наблюдениям различных исследователей, первое яйцо цикла всегда крупнее, чем последующее, в то время как после паузы, длящейся 8—30 дней, средний вес первых двух-трех яиц несколько меньше, чем последующих; по мнению Хатта [39], это обусловлено съезживанием яйцевода во время длительного перерыва в кладке.

Кроме того, средний вес яиц может зависеть и от различных других факторов, например: от температуры и климата, деятельности щитовидной железы, а также от кормления и дачи лекарственных препаратов.

Генетические основы

Как уже упоминалось, до настоящего времени не удалось установить точного числа генов, влияющих на вес яиц. Изучение их затруднено тем, что в определении этого признака участвуют, по-видимому, кроме прямых, еще и косвенные факторы, обуславливающие вес тела, возраст и вес при достижении половой зрелости, интенсивность кладки и другие признаки. Все же общее число наследственных факторов, определяющих вес яиц, должно быть меньшим, чем число генов, от которых зависят, например, жизнеспособность

и яйценоскость, так как улучшение веса яиц под действием отбора происходит гораздо быстрее и легче, чем улучшение других упомянутых выше количественных признаков. Во всяком случае при селекции на хороший вес яиц ограничиваются достижением среднего веса примерно 55—60 г, что дает также лучшие результаты при инкубации, а не стремятся достичь максимальных показателей (65—80 г), как при селекции на продуктивность. Относительно состава и действия генов, определяющих вес яиц, мнения также расходятся.

Хейс на основе скрещиваний пород с разным весом яиц, помеси которых имели промежуточный вес яиц, но больше уклонялись к родителю с меньшим показателем, считал гены мелкояичной породы доминантными или эпистатическими по отношению к генам крупнояичных птиц. Данные многих других опытов подтвердили это предположение [39].

Другие исследователи считали, что гены большего веса яиц доминантны над генами малого веса, а некоторые высказывались за промежуточный тип наследования [39]. Гиджи (1948) на основании реципрокных скрещиваний между *Gallus sonneratii* и белыми леггорнами пришел к выводу, что наследование веса яиц сцеплено с полом, так как помеси от скрещивания петуха леггорна с курицей *Gallus sonneratii* имели вес яиц 56,7 г, то есть уклонялись в сторону отца, а помеси от реципрокного скрещивания — 32,6 г, то есть близко к среднему весу яиц матери (30 г). Однако Лернер и Круден (1951) возражали против гипотезы Гиджи; Робертс и др. (1952) при скрещиваниях инбредных линий белых леггорнов с низким (45—46 г) и высоким (59—60 г) весом яиц не нашли ни доминирования, ни сцепленных с полом генов, определяющих вес яиц. Осборн (1953 и 1954) после пятилетних опытов с куропатчатой итальянской породой считал возможным участие в определении веса яйца сцепленных с полом генов. Фрей (1956) на основе своих опытов сделал вывод, что чем более четко выражены наследственные задатки мелких яиц, тем ближе совпадал тип наследования веса яиц с простым промежуточным.

Наследуемость веса яиц в большинстве случаев характеризуется более высокими показателями, чем наследуемость яйценоскости. В обзоре Шоффера и Слоуна (1948) приведены данные Комстока, Бостиана и Дирстайна (1947), которые определили наследуемость этого признака в 46—48%, Уотерса (1941) — 44,55 и 74%, Лернера и Тейлора (1943) — 46%. Шоффер и Слоун нашли ее равной 61%, Лернер и Круден (1951) — 60%. Вайатт (1953), работая с различными породами, получил 52%, а Фарнсворт и Норског (1955) — 50%. Кинг и Хендерсон (1954) вычислили из данных этих авторов среднее арифметическое — 57%, а по их собственным данным, вес весенних яиц (март) имеет показатель наследуемости 48%, причем разные сроки вывода изменяли эту величину лишь незначительно. Сходные данные — 49—52% — получил также Абпланальп (1956, 1957), который сделал вывод о том, что наследственное предрасположение к высокой яйценоскости ведет к снижению веса яиц, тогда как оптимальные условия окружающей среды для получения большого количества яиц способствуют также откладыванию более крупных яиц. Джером, Хендерсон и Кинг (1956) нашли, что вес осенних яиц имеет показатель наследуемости 59%, а Хогсетт и Норског (1956) установили для веса мартовских яиц еще больший показатель — 68% — и наблюдали у крупных пород отчетливое влияние на признак веса яиц сцепленного с полом наследования.

У индеек, по данным Блоу и Глезенера (1954), коэффициент наследуемости веса яиц в феврале составляет 56%, а для веса майских яиц Мак-Картни (1956) получил коэффициент 42% и установил материнское влияние на этот признак.

В общем, наследуемость веса яиц отличается такими высокими показателями, что для улучшения этого признака вместо отбора по семействам

лучше вести массовый отбор. По мнению Лернера и Крудена (1951), комбинированный отбор улучшает результат массового отбора настолько незначительно, что его применение вряд ли оправдывается. При своевременном отборе племенных курочек вес яиц в ноябре служит хорошим критерием для селекции по весу яиц в апреле¹.

III. Форма яиц

Форма яиц с соотношением длины к ширине примерно $1 : 0,74$ имеет большое значение для сбыта (в смысле возможности надежной упаковки) и инкубации. В большинстве случаев форма яиц является индивидуальным признаком, что позволяет в известной мере судить о наследственном влиянии на этот признак.

Индекс формы

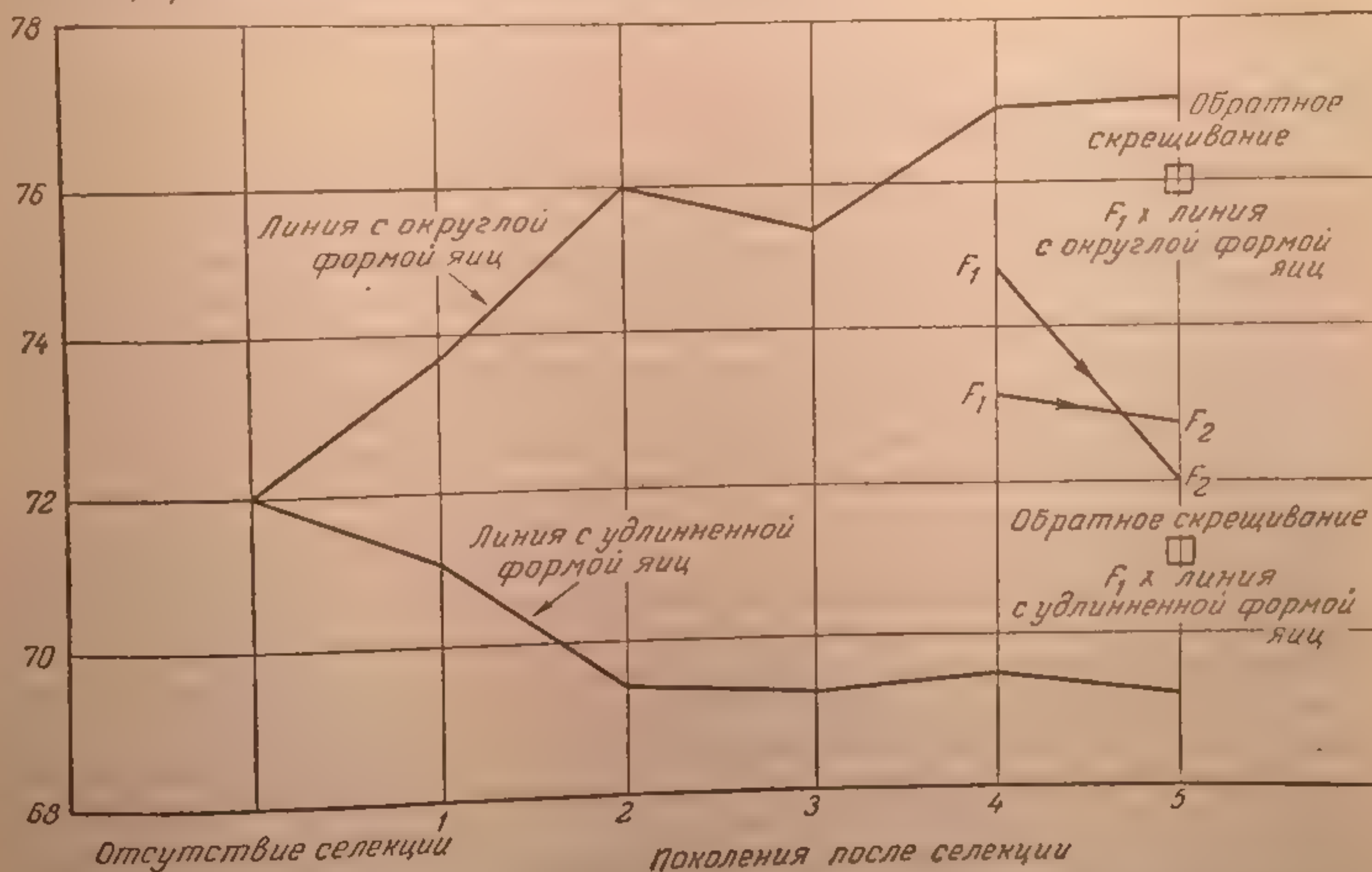


Рис. 134. Дифференциация двух линий полосатых племутроков (одна линия с округлой, другая — с удлиненной формой яиц) и данные по F_1 , F_2 и помесям от обратного скрещивания (изменено по Хатту [39], цифровые данные Мербла).

Согласно исследованиям Асмундсона (1931), а также Харпера и Мербла (1945), яйцо формируется при прохождении через перешеек (самую узкую часть яйцевода перед маткой), в то время как белковая часть (яйцевода и матка не оказывают, вопреки мнению более ранних авторов, влияния на форму яйца. Форма яйца определяется с помощью определенного

¹ Апрельский вес яиц у кур весеннего вывода лучше всего характеризует среднегодовой вес яиц. — Прим. ред.

индекса, который вычисляется по следующей формуле: ширина : длина $\times 100$; следовательно, чем уже яйцо, тем ниже будет числовое значение индекса. Аксельсон (1938) изучал степень отклонения формы яйца на двух его полюсах, то есть степень остроконечности, и разработал для этого показателя десятибалльную шкалу (рис. 139, Аксельсон, 1938). Варпации в форме яйца меньше, чем варпации в весе. По данным Мербла (1943), форма яйца не подвержена сезонным влияниям; однако первое яйцо в цикле кладки кажется несколько более длинным и узким, чем последующие, так же как и первое яйцо после длительной паузы. В то же время в весе яиц наблюдаются сезонные колебания, так что на этом основании Хатт [39] сделал вывод о независимости генов, влияющих на вес и форму яиц. Число генов, определяющих форму яиц, до сих пор неизвестно. Мерблу (1943) при селекции на форму яйца удалось вывести две линии полосатых плимутроков, из которых одна линия несла более круглые яйца с индексом около 76, а другая — более удлиненные с индексом 69. Потомки F_1 от межлинейного скрещивания несли яйца промежуточной формы, а при обратных скрещиваниях потомков F_1 с одним из родителей средний индекс формы яйца потомков этого второго поколения приближался к индексу того из исходных родителей, который использовался в обратном скрещивании (рис. 136).

Аксельсон (1938) при скрещивании белых леггорнов с индексом 71,8, род-айландов (73,1) и барневельдеров (74,0) получил сходные результаты.

Наследуемость индекса формы яйца составляет, по Шultz (1953), 11 и 19%.

IV. Строение скорлупы

Окраска скорлупы

Наряду с белой окраской скорлупы у большинства мелких аборигенных пород известна также коричневая окраска (разной интенсивности) крупных азиатских и средних по размерам смешанных пород. Еще один тип окраски — голубой — встречается у некоторых пород кур Центральной и Южной Америки, в особенности у породы араукана (Чили). Накопление пигмента в скорлупе происходит во время нахождения яйца в матке; коричневая окраска скорлупы обусловлена оорфирином или протопорфирином, а синяя — ооцианом. Как коричневая, так и белая окраска обнаруживают значительные вариации, и интенсивность их в течение года изменяется. Наиболее интенсивную окраску скорлупа имеет осенью и в начале зимы, тогда как весной и летом в результате повышающейся яйценоскости интенсивность окраски уменьшается; к концу периода яйцекладки она вновь возрастает. Изучая окраску скорлупы яиц род-айландов, Хейс и Спир (1956) пришли к выводу, что повышенная яйценоскость приводит к физиологическому истощению пигментных клеток, степень которого обуславливается наследственностью.

Генетические основы окраски скорлупы следующие: при межпородном скрещивании кур, откладывающих яйца с белой скорлупой, с теми, которые несут коричневые яйца, их потомство в F_1 имеет промежуточную окраску скорлупы. Это указывает на то, что окраска скорлупы зависит от множественных факторов. Однако при различных межпородных скрещиваниях результаты варьируют. Так, Копец при скрещивании белых леггорнов с орпингтонами показал, что если в исходном скрещивании использовать петухов породы леггорн, то курочки в F_1 будут иметь более светлые яйца, нежели потомство от реципрокного скрещивания. Поэтому он предположил, что в формировании окраски скорлупы принимают участие некоторые сцепленные с полом гены. В других опытах по скрещиванию белых леггорнов с породами род-айланд и барневельдер окраска скорлупы яиц в F_1 была несколько светлее промежуточной, что также можно объяснить

влиянием сцепленных с полом генов или известным доминированием белой окраски скорлупы [39].

При наследовании интенсивности коричневой окраски скорлупы наблюдается обратное явление. Породные различия в интенсивности окраски выражены очень четко: так, у виандотов яйца кремовые, у род-айландов — более темного оттенка. При скрещивании, например, род-айландов с породой барневельдер потомство в F_1 будет иметь почти такую же темно-коричневую окраску скорлупы, как барневельдер, что указывает на доминирование темно-коричневой окраски над светло-коричневой (табл. 4).

Таблица 4

Наследование окраски яичной скорлупы при межпородном скрещивании (по мере возрастания индекса интенсивность окраски возрастает) (Изменено по Хатту [39], данные Аксельсона)

| | Белый леггорн × род-айланд | Белый леггорн × барневель- дер | Род-ай- ланд × барневель- дер |
|---|----------------------------------|---|--|
| Средняя интенсивность окраски между обеими породами | 3,88 | 5,24 | 8,78 |
| Средняя интенсивность окраски у потомства F_1 | 2,90 | 3,63 | 10,18 |
| Средняя интенсивность окраски у потомства F_2 | 2,54 | 4,96 | 11,59 |

Аксельсон показал, что темно-коричневую окраску скорлупы можно легко получить без скрещивания путем отбора кур, откладывающих яйца с более темной скорлупой [39]. Согласно новым исследованиям Блоу, Бостиана и Глезенера (1950) на полосатых плимутроках и род-айландах, гены темно-коричневой окраски оказались неполнодоминантными. Однако найти доказательство участия сцепленных с полом генов в формировании окраски скорлупы не удалось.

На окраску скорлупы обращают внимание лишь там, где имеется спрос на белые или коричневые яйца, например в некоторых местностях Канады и США. Недостаток коричневых яиц при испытании их качества и инкубационной способности заключается в том, что они плохо просвечиваются, поэтому с этой точки зрения следует отдать предпочтение возможно более ровной светло-коричневой окраске.

Голубая окраска скорлупы обусловлена, по Пеннету, аутосомным доминирующим над белой окраской геном, которого он обозначил буквой «О». Он оказался тесно сцепленным с геном гороховидного гребня. При скрещивании кур, несущих голубые и коричневые яйца, их потомство в F_1 имело окраску яичной скорлупы всех оттенков между оливковым и зеленым цветом, в зависимости от интенсивности коричневого [39].

Наследуемость окраски скорлупы изучали Блоу, Бостиан и Глезенер (1950) у пород, откладывающих коричневые яйца; наследуемость окраски составляла в среднем 76%. Фарнсворт и Нордског (1955а) нашли этот показатель равным 58% (для некоторых пород).

Толщина скорлупы

Толщина скорлупы имеет важное значение для транспортабельности яиц и их пригодности к инкубации. Олсон (1934) предложил метод, которым можно пользоваться при оценке толщины яичной скорлупы, не разрушая ее. Он установил, что удельный вес свежего яйца зависит от толщины скорлупы. Так как удельный вес определяется путем погружения яйца в раствор поваренной соли различной концентрации, отсюда легко можно вычислить толщину скорлупы.

Толщина скорлупы зависит как от различных влияний окружающей среды и обменных процессов, например, витаминной и минеральной недостаточности рациона (D-гиповитаминоз), температуры, уровня кальция в крови, обмена кальция, болезней, лекарств, так и от наследственных задатков, которые при одинаковых условиях среды обуславливают различную толщину скорлупы у отдельных особей. Улучшение толщины скорлупы относительно легко достигается путем отбора.

Тейлор и Лернер (1939) вывели в одном поколении белых леггорнов две линии, у которых обнаруживались статистически достоверные различия в толщине и относительном весе скорлупы. Однако в трех последующих поколениях им не удалось ни дифференцировать эти линии в отношении толщины скорлупы, ни снизить изменчивость внутри линий. Квинн, Гордон и Годфри (1945) определяли потерю веса яиц за две недели инкубации при температуре 37,5° и 60% относительной влажности, пользуясь проницаемостью и пористостью скорлупы как мерилем ее толщины. На протяжении семи поколений они проводили отбор семейств в двух линиях леггорнов, у одной из которых скорлупа была плохого качества и потеря веса за период инкубации составила 9,5%, а у другой скорлупа была толще и потеря равнялась всего 5,9%. Хорошее качество скорлупы в линии с малой потерей веса выявилось одновременно и в более низком проценте разбитых яиц при манипуляциях с ними и во время инкубации (1,8 и 5,9% соответственно). Так как потеря веса инкубируемых яиц зависит от величины их поверхности, то вес яиц в таких опытах должен быть одинаковым. Является ли истинной причиной различий в потере веса толщина скорлупы, или ее плотность и пористость, или строение скорлуповой оболочки, точно установить не удалось.

О породных различиях в толщине скорлупы нет еще окончательных данных, но у белых леггорнов яичная скорлупа, по-видимому, несколько толще, чем у кур более крупных пород. Мак-Клери и Лернер (1950) установили, что 15—30% общей изменчивости признака толщины скорлупы обусловлены наследственно. По Фарнсворту и Нордскогу (1955а), наследуемость толщины скорлупы составляет 27% у белых леггорнов. Удельный вес яиц имеет показатель наследуемости 32, а у полосатых плимутроков — 56% (Джонсон и Меррит, 1955).

Структура скорлупы

Кроме нормальной скорлупы, известны и другие структурные формы, которые легко обнаруживаются при просвечивании яиц; причины их появления до сих пор еще не выяснены окончательно. При неравномерном распределении влажности в скорлупе на ней выступают прозрачные пятна различной величины, число которых характерно для отдельных кур, но у разных кур одной линии бывает неодинаковым. Однако эта особенность скорлупы не влияет на внутренние качества яйца (Бейкер и Кертис, 1957). Если пятна в скорлупе очень малы и их немного, то такую скорлупу называют стеклянистой, так как при ударе она издает звенящий звук. Она менее пориста, чем нормальная, и несколько тоньше ее, а также беднее углекислым кальцием и может встречаться время от времени или постоянно у отдельных кур [39]. Кроме этой, встречается скорлупа, обладающая особым блеском и сильно отражающая свет; она более характерна для белых яиц. Этот признак подробнее исследовали Тейлор и Лернер (1941) и установили его генетическую обусловленность. При чистопородном разведении белых леггорнов он наследовался как не полностью рецессивный по отношению к нормальной структуре скорлупы, а при межпородных скрещиваниях были получены указания на его доминантное наследование. По Фарнсворту и Нордскогу (1955а), наследуемость структурных особенностей скорлупы составляет 27%.

V. Внутренние качества яиц

Б е л о к

При определении качества свежих яиц относительное количество и консистенция плотного белка играют важную роль. При этом считается, что в свежем яйце содержание плотного белка должно быть относительно высоким. Способность отдельных кур к образованию наиболее плотной массы белка весьма различна, но довольно постоянна. Содержание плотного белка в яйце колеблется прежде всего в зависимости от сезона и может быть отчасти и от колебаний температуры. Нокс и Годфри (1938) установили, что содержание плотного белка в яйцах молодых достигает максимального уровня в октябре и ноябре, а затем медленно снижается до июня и к октябрю вновь постепенно повышается. У перепарок содержание плотного белка в большинстве случаев относительно выше, а в остальном колеблется в тех же пределах, что и у молодых. Влияние на этот признак наследственных задатков (по-видимому, множественных генов) показали Лоренц и Тейлор (1940), а также Нокс и Годфри (1940), которые отселекционировали у белых леггорнов и род-айландов по две линии, отличающиеся по содержанию плотного белка. При их скрещивании у потомства был установлен промежуточный тип наследования этого признака, так же как при реципрокном скрещивании F_1 с одним из родителей. Кинг и Холл (1955), исследовавшие 11 870 яиц из случайных проб, нашли породные различия в отношении качества белка, причем лучшими по качеству оказались яйца кур породы нью-гемпшир. Квинн, а также Квинн и Мак-Налли [44] после семи лет селекции с испытанием по потомству сумели вывести таких кур (белый леггорн), у которых плотный белок обладал большой устойчивостью к нагреванию, то есть не разрушался от хранения яиц при $37,7^\circ$ в течение двух недель.

Фарнсворт и Нордског (1955а) после исследования кур различных пород определили, что качество белка имеет показатель наследуемости 22%. Наследуемость содержания белка у белых леггорнов составляет, по Джонсону и Мерритту (1955), 55% и у полосатых плимутроков — 17%. Эти же авторы установили статистически достоверную отрицательную фенотипическую корреляцию между содержанием белка и яйценоскостью у обеих пород, а также статистически достоверную отрицательную генетическую корреляцию между этими двумя признаками у белых леггорнов, что противоречит более ранним выводам Нокса и Годфри (1938).

По данным Шейнберга и др. (1953), показатель наследуемости веса жидкого белка составляет 12—68%.

Ж е л т о к

Относительно генетической обусловленности содержания желтка еще нельзя сделать окончательных выводов. Кауфман и др. установили у польских зеленопошек более низкое содержание желтка, чем у белых леггорнов и род-айландов [39]; однако Хатт сомневается в возможности сделать какие-либо точные выводы на основании данного числа исследованных яиц. В окраске желтка наблюдаются как индивидуальные, так и породные различия, генетическая обусловленность которых еще не вполне выяснена. Большинство различий объясняется, по-видимому, разницей в составе рационов, так как окраска желтка легко изменяется под действием определенных кормовых веществ. Связь между яйценоскостью и окраской желтка до сих пор установить не удалось, но перьяносые яйца, снесенные после паузы в яйцекладке, содержат обычно более вые яйца, снесенные после паузы в яйцекладке, содержат обычно более пигментированный желток, чем те, которые были снесены до паузы [39].

К особым образованиям следует отнести описанный Д ж е ф ф р и (1945) так называемый пятнистый желток, который он наблюдал у полосатых плмутроков и род-айландов; в особенности при содержании на выгуле и меньше при батарейном содержании. Однако, по исследованиям Бонисского института животноводства, он встречается и у белых леггорнов и всегда только у определенных кур. О причине появления пятен на желтке ничего не известно. Наследуемость окраски желтка составляет, по Фарнсворту и Нордскогу (1955а), 15%, а вес желтка, по данным Шейнберга и др. (1953), имеет показатель наследуемости 0—12%.

Прочие качественные признаки яиц

В то время как содержание в курином яйце многих химических компонентов, например витаминов А и D, а также йода, в значительной мере зависит от кормления, известны случаи, когда на химический состав содержимого яйца оказывают влияние и наследственные задатки. Сюда относятся, например, появление яиц с рыбным привкусом и запахом, которое фон Вондель (1948) наблюдал у кур пород нью-гемпшир, род-айланд и полосатый плмутрок. Отдельные куры несли такие яйца беспрерывно, другие лишь эпизодически, в особенности осенью и зимой, и с переменной интенсивностью. В то же время у большинства этих кур ощущался типичный неприятный запах из зева. В стаде, состоявшем из 70 кур породы род-айланд, 24 курицы несли яйца с рыбным привкусом; на основании того, что они находились в определенном родстве между собой, можно было сделать заключение о наследственном предрасположении к этому признаку [39]. Причиной такого неприятного изменения запаха и вкуса яиц являются, по-видимому, нарушения обменных процессов, в результате чего в яйце появляются промежуточные или конечные продукты обмена.

Важной особенностью химического состава яйца является содержание в нем витамина B₁ (тиамина). У кур породы белый леггорн оно выше, чем у крупных пород. По Скримшоу, Хатту и Скримшоу [39], у белых леггорнов при одинаковом уровне кормления откладывалось в желтках значительно больше тиамин, чем у род-айландов или полосатых плмутроков. Хатт [39] рассматривает эти различия в способности использования тиамин корма как одно из проявлений принципиальных основных различий в обмене веществ между мелкими и крупными породами. Эти различия характерны для породы и поэтому являются наследственными. Мейфилду и др. (1955) удалось подтвердить эти наблюдения, так как они также нашли содержание тиамин в яйцах леггорнов более высоким, чем у нью-гемпширов. В более поздних исследованиях Хауеса и Хатта (1956) также установлено более высокое — 43% — содержание тиамин в яйцах белых леггорнов по сравнению с четырьмя другими крупными породами, тогда как различий между отдельными линиями в пределах обеих породных групп не наблюдалось. Напротив, Аррояве и др. (1957) не удалось установить породных различий в отношении содержания тиамин в яйце.

Что касается содержания в яйце рибофлавина, который ответствен за нормальное развитие зародышей и цыплят (и, следовательно, за их хорошую выводимость и рост), выявились наследственно обусловленные различия между отдельными линиями и породами. Ламуре и Хатт (1948) в течение шести поколений отселекционировали одну линию белых леггорнов, в которой цыплята при недостаточности рационов по рибофлавино давали лучшие привесы и меньший отход, чем цыплята другой линии, неустойчивой к недостатку рибофлавина. Лернер и Берд (1948) также нашли, что белых леггорнов путем селекции можно генетически дифференцировать по способности к росту на фоне недостаточности рационов по рибофлавино.

При достаточном содержании рибофлавина в рационе Мау (1954) нашел различия в способности откладывать удовлетворительное количество его в яйцо, что поддерживает жизнеспособность зародышей и предохраняет их от гибели, в особенности на 10—14-й день инкубации. Отложение меньшего, недостаточного для нормального развития эмбриона количества рибофлавина он приписал действию рецессивного гена и предложил символ «rd» для его обозначения.

Далее, Мейфилд и другие авторы (1955) установили, что в условиях одинакового кормления яйца белых леггорнов содержат больше рибофлавина, чем яйца кур породы нью-гемпшир, и эта разница статистически достоверна, тогда как Аррояве и др. (1957) не нашли породных различий в отношении содержания в яйцах рибофлавина.

Уилкоккс и Коул (1955) в двух линиях белых леггорнов установили генетические различия в отношении концентрации в белке фермента лизоцима и предположили, что в формировании этого признака принимает участие небольшое число аутосомных генов, причем точный ход наследования им не удалось выяснить.

Встречающиеся в желтке или белке кровяные и «мясные» пятна снижают качество свежих яиц, так как своим видом вызывают чувство отвращения у потребителя, хотя ни в какой мере не влияют на вкус яиц. Возникают они в результате разрыва небольшой артерии в стенке фолликула.

Многие исследователи [44] считают, что беловатые светло- или темно-бурые, так называемые мясные пятна — это более старые свернувшиеся, окисленные кровяные пятна. Однако некоторые авторы не идентифицируют их с кровяными пятнами и предполагают действие на этот признак особых наследственных задатков.

Появление кровяных и «мясных» пятен связано как с некоторыми условиями внешней среды — кормлением, содержанием, сезоном, — так и с наследственными задатками. В пользу этого говорит тот факт, что особенно много таких яиц откладывают всегда определенные куры. О межпородных различиях в отношении этого признака впервые сообщили ван Вагенин и др. (1937), исследовавшие яйца 1273 кур на двух станциях по испытанию яйценоскости. Они установили, что у кур крупных пород — плимутрок, род-айланд и нью-гемпшир — яйца «с мясными» пятнами встречаются значительно чаще, чем у белых леггорнов, тогда как в отношении яиц с кровяными пятнами породных различий обнаружить не удалось. Те же результаты получили Джефффри (1945а) и Джефффри и Уолкер (1950). Напротив, Кинг (1955), исследовавший за четыре года 11 870 яиц, в случайных выборках нашел, что яйца с кровяными пятнами встречаются у белых леггорнов значительно чаще, чем у нью-гемпширов, род-айландов и полосатых и белых плимутроков, тогда как в отношении «мясных» пятен подтвердились результаты предыдущих авторов. Исследовав кровяные и мясные пятна в их совокупности, Зножилова (1957) нашла, что этот порок встречается чаще у крупных пород (род-айланд и виандот), нежели у мелких (белый леггорн и куропатчатая итальянская порода). В противоположность Мак-Кларии и Бирсу (1954) Зножиловой (1957) не удалось установить статистически достоверной зависимости между толщиной скорлупы и встречаемостью кровяных пятен.

Квинн и др. (1948) вывели из одной линии род-айландов, где частота кровяных пятен составляла 61,9%, две линии, из которых в одной через 6 лет этот показатель был равен 80%, а в другой — 20%. Лернеру, Тейлору и Лоури (1951) также удалось вывести в стаде белых леггорнов с частотой кровяных пятен несколько выше 1% одну линию, где эти пятна встречались уже у 23% яиц. При опытных скрещиваниях между этой линией и исходным стадом этот признак наследовался промежуточно. Наследуемость частоты кровяных пятен (по отношению к общему числу спесенных яиц) составляет, по Лернеру, Тейлору и Лоури (1951), 50%;

в отношении белых леггорнов Д ж о н с о н (1956) нашел ее равной 21%, а у полосатых плимутроков — 7%. По его же данным, частота «мясных» пятен у полосатых плимутроков имеет коэффициент наследуемости 25%. Оба типа пятен он считал разными, независимыми друг от друга признаками.

Рассматривая коэффициенты наследуемости таких признаков, как строение скорлупы, форма и внутренние качества яиц, мы видим, что для окраски скорлупы и частоты кровавых и «мясных» пятен значения их достаточно высоки для того, чтобы считать оправданным массовый отбор по этим признакам. В то же время, чтобы достигнуть быстрых успехов при отборе по другим признакам, следует рекомендовать комбинированные методы селекции.

VI. Выводимость

Многие исследователи пытались опытным путем доказать зависимость выводимости от одного особого наследственного задатка. Хейс и Сеппорн [44] на основании опытов с род-айландами пришли к заключению, что высокая выводимость определяется неполнодоминантным геном *H*. Против этого простого типа наследования говорят, однако, относительно низкие коэффициенты корреляции между выводимостью яиц матерей и дочерей, полученные в некоторых других опытах (Ландауэр, 1951). На основе всех проведенных до настоящего времени исследований можно прийти к заключению, что выводимость оплодотворенных яиц зависит как от многочисленных генетических факторов, так и от факторов окружающей среды, многие из которых не выяснены. Связи между оплодотворяемостью и выводимостью, как полагают Бернье, Тейлор и Ганнс (1951), нет. Наследственное предрасположение матерей может во многих отношениях косвенно влиять на выводимость. Общеизвестно, например, что слишком крупные или слишком мелкие яйца обладают худшей выводимостью, чем яйца, средние по размеру. В этих случаях гибель зародышей может быть вызвана диспропорцией между весом белка и желтка и их поверхностью. Так, Олсен и Хейнс (1949), изучая выводимость на белых леггорнах, установили, что при весе яиц, равном в среднем 46—64 г, выводимость составила 87%, при снижении веса до 46 г она снизилась до 80%, а для яиц с весом, превышающим 64 г, — 71%. У несколько деформированных яиц Олсен и Хейнс (1949) нашли ее равной 49%. Многими авторами установлена также зависимость между удельным весом яиц или толщиной и пористостью их скорлупы и выводимостью [44]. Кроме этого, удалось установить прямую зависимость процента выводимости от интенсивности яйцекладки, причем яйца, отложенные в середине цикла, обладали более высокой выводимостью, чем первое и последнее яйцо цикла [44].

Кроме этих не прямых генетических влияний, на выводимость влияет целый ряд летальных и полуметальных генов, которые сильно снижают процент вывода. Из 21 известных у домашней птицы летальных генов 16 действуют на выводимость, вызывая ненормальное развитие зародышей [39]. Вполне вероятно, что, кроме них, есть и другие летальные гены, которых до сих пор не удалось обнаружить потому, что их действие проявляется нередко на очень ранней стадии эмбрионального развития, а установить аномальные изменения у погибших зародышей можно только путем микроскопического исследования. Большинство этих летальных и полуметальных генов обладает рецессивным типом наследования и может особенно проявиться при сильном инбридинге в виде значительно пониженного процента вывода.

Козин (1945) наблюдал на яйцах индеек, хранившихся более недели до инкубации, различия в выводимости, которые привели его к заключению о генетически обусловленной скорости старения бластодермы (эмбрионального зародышевого листка). Определение наследуемости при-

знака выводимости было вначале проведено Уилсоном и Джонсоном (1946) на яйцах индеек, для которых этот показатель составил 26%. Абилапальп и Козин (1953) нашли его равным 28% для индюшковых яиц после суточного хранения и 56% для яиц в возрасте 8—14 дней.

По данным Шоффнера и Слоуна (1948), наследуемость выводимости яиц у кур составляет 13%, а с учетом степени инбридинга — 16%. Уилсон (1948а) получил соответственно 4 и 10%, а Хилл, Дикерсон и Кемпстер (1954) — 8%. Брунсон и др. (1956) нашли наследуемость показателя выводимости оплодотворенных яиц равной 4—8%, а Криппенден и др. (1957) — 3—5%. Последний пришел к выводу, что ожидаемое генетическое улучшение при учете выводимости всех снесенных яиц (куда включается и оплодотворяемость) как критерия селекции будет таким же, а в некоторых случаях и большим, нежели при учете обоих признаков — оплодотворяемости и выводимости оплодотворенных яиц в отдельности.

VII. Жизнеспособность

В тесной связи с яйценоскостью находится и признак жизнеспособности, или жизнестойкости, под которым также понимают и конституцию. Этим понятием определяется прежде всего наследственно обусловленная

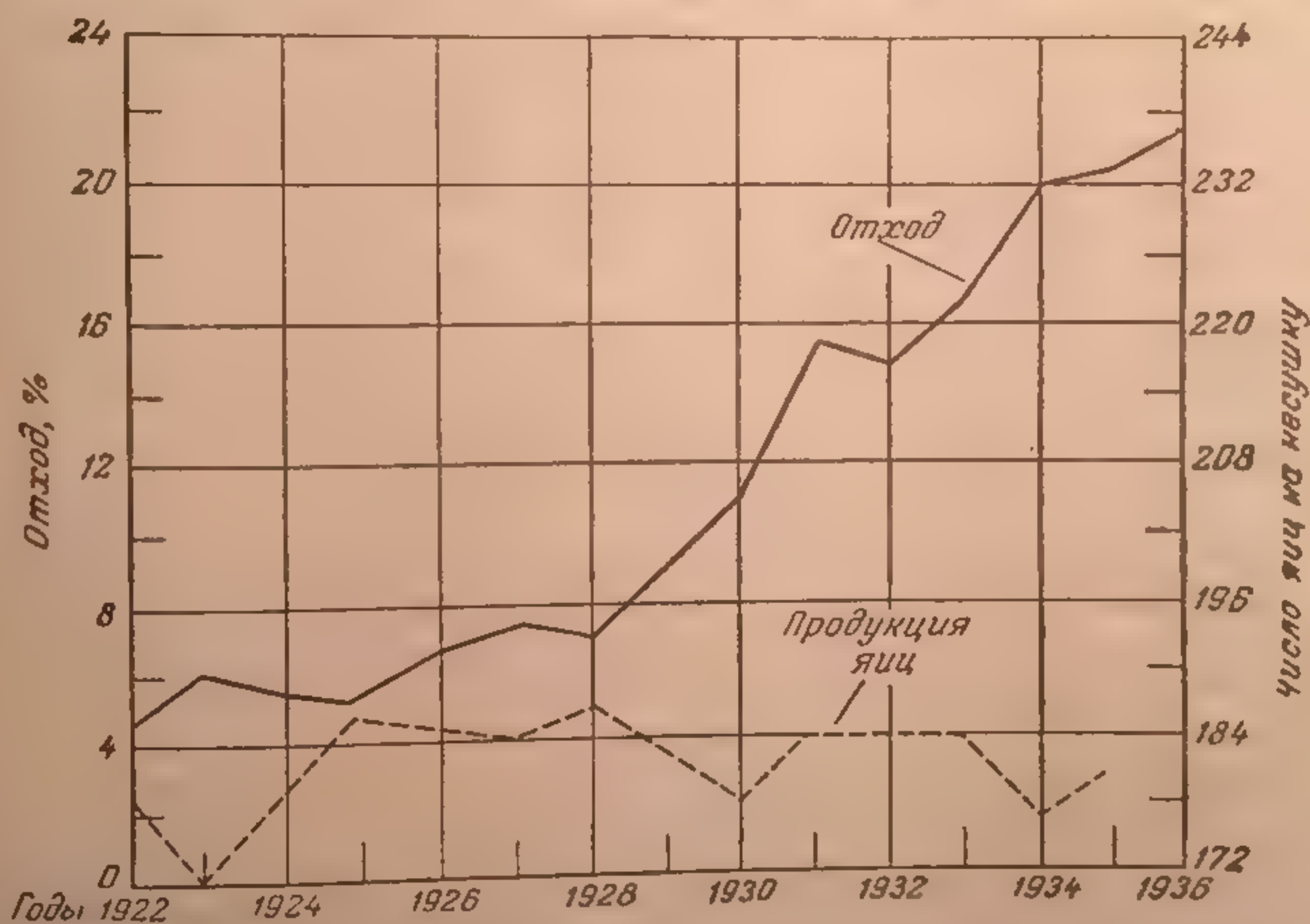


Рис. 135. Яйценоскость и отход птицы на английской станции конкурсного испытания кур при С.-х. колледже им. Харпера Адамса (изменено по Хатту [39]).

способность животного сопротивляться неблагоприятным влияниям среды, например слишком высоким и низким температурам или влажности, плохим условиям кормления и содержания, а также различным болезнетворным влияниям.

При селекции на высокую яйценоскость необходимо обращать особое внимание на жизнеспособность, так как предпосылкой для хорошей продуктивности является здоровая и крепкая конституция. В последние десятилетия, в особенности после первой мировой войны, большие успехи, достигнутые в повышении яйценоскости, нередко сопровождалась резко возросшей смертностью в отдельных стадах, которая, однако, не возрастала парал-

тельно увеличению продуктивности. Так, на станции по испытаниям яйценоскости в Вайнленде (США) [24] отход птицы с 1918 по 1933 г. составил за первые три года от 6 до 11% при яйценоскости 45—53%, а за последние три года этого 15-летнего промежутка — от 22 до 26%, при очень незначительно повысившейся продуктивности — 55—57%. Сходные данные были получены и при контроле яйценоскости на одной английской станции, где за 14 лет (1922—1936) отход птицы за год повысился в среднем с 4 до 21%, тогда как яйценоскость лишь незначительно колебалась вокруг 180 яиц.

Эти данные свидетельствуют о том, что повышение смертности шло независимо от изменения продуктивности. Далее, из многочисленных исследований известно [39], что плохие несушки гибнут скорее, чем хорошие, так как в результате ослабления конституции или начинающегося заболевания яйценоскость снижается уже за несколько месяцев до гибели.

О возможности осуществления отбора на повышенную жизнеспособность говорят данные многих исследований [39 и 44] (Моултри и др., 1953), из которых видно, что за относительно короткий период племенной работы можно значительно снизить смертность в целых популяциях (табл. 5).

Таблица 5

Экспериментальные данные по снижению смертности в результате селекции
(Изменено по Хатту [39])

| Экспериментатор | Порода | Продолжительность селекции, годы | Длительность периода испытания, дни | Смертность, % | |
|--------------------------|---------------------|----------------------------------|-------------------------------------|----------------------------------|--|
| | | | | неотселекционированная популяция | последнее отселекционированное поколение |
| Мербл, 1939 | Полосатый плимутрок | 1933—1937 | 150—515 | 48,7 * | 21,6 |
| Мербл, 1939 | Белый леггорн | 1933—1937 | 150—515 | 39,8 * | 20,1 |
| Старки, 1943 | » | 1935—1940 | 365 после первого яйца | 89,0 | 27,0 |
| Бостиан и Дирстайн, 1944 | » | 1939—1941 | 30—360 | 23,3 | 11,2 |
| Брайант, 1946 | » | 1940—1944 | 140—525 | 25,0 | 17,1 |
| Хатт и Коул, 1947 | » | 1936—1945 | 42—500 | 66,8 | 22,4 |
| Хатт и Коул, 1947 | » | 1936—1945 | 42—500 | 66,8 | 19,9 |

* Включая выбракованных птиц.

Однако предпосылкой для успешной селекции должно быть отсутствие выбраковки при сравнении линий, с одной стороны, и испытание потомства на достаточно больших семействах — с другой. Прогресс селекции на жизнеспособность тормозится главным образом тем, что при отборе приходится учитывать одновременно и другие хозяйственно важные признаки.

Причиной возрастания смертности может быть повышение степени инбридинга (Мак-Лори и Нордског, 1956), тогда как при скрещивании жизнеспособность нередко повышается в результате гетерозиса [24]. Наследуемость признака жизнеспособности в первый год яйцекладки составила, по Лернеру и Тейлору (1943), 13%, по Лашу, Ламуре и Хейзелу (1948)—8%, по Робертсону и Лернеру (1949)—9%, по Крюгеру и др. (1952)—12%, а по Хиллу, Дикерсону и Кемпстеру (1954)—6%; Хейс нашел для род-айландов очень низкое значение — 3%. Смертность цыплят до 8-недельного возраста имеет наследуемость, по Уилсону, 5%, по Хейлу (1954), несколько боль-

С другой стороны, результаты опытов Асмундсона и Лернера (1933) и Япани Морриса (1937), которые обнаружили внутрипородные различия в интенсивности роста до 8-недельного возраста между потомством разных родителей, указывают на то, что эти различия обусловлены наследственными задатками. Дальнейшее доказательство этому дал Шпетцлер (1936), которому удалось в течение двух поколений массового отбора вывести две линии полосатых плимутроков с различной интенсивностью роста до 8- и 12-недельного возраста.

Многочисленными опытами [39] подтвердилось наличие породных различий в интенсивности роста, так как крупные породы растут быстрее мелких. Между некоторыми крупными породами Кемпстер (1941) также нашел отчетливые различия в скорости роста в первые недели жизни. В результате возросшей интенсификации производства мясных цыплят за последние годы были выведены особенно быстро растущие линии среди крупных и средних по весу пород.

При инбридинге наблюдалось небольшое снижение интенсивности роста и отрицательное воздействие на эффективность использования корма; при скрещиваниях, наоборот, вследствие проявляющегося во многих случаях гетерозиса, отмечалось стимулирование роста [44].

Кроме того, в росте, как и в весе тела, наблюдаются различия, обусловленные полом, так как петушки растут быстрее, чем курочки, причем у быстро растущих линий эти различия больше, чем у медленно растущих (Лернер и Асмундсон, 1938). С интенсивностью роста тесно связана способность птицы к эффективному использованию корма. Хесс и др. (1941) установили, что этот признак сильно варьирует у различных линий в пределах одной породы; так, у потомства одной линии полосатых плимутроков расход корма на единицу привеса до 8-недельного возраста был на 21 % выше, чем в других линиях. Глезенер и Джалл (1946), Мак-Картни и Джалл (1948), а также Хесс и Джалл (1948) пришли к выводу о прямой зависимости интенсивности роста от эффективности использования корма и считают, что наследование последнего признака, по-видимому, не зависит от интенсивности роста. Фокс и Борен (1954), напротив, заключили на основе своих опытов, что породные различия в отношении эффективности использования корма являются прежде всего отражением различий в интенсивности роста и что проведение отбора на основе потребности в корме недостаточно обосновано. Джалл также считает, что большинство различий в эффективности использования корма является следствием генетических различий в интенсивности роста. Во всяком случае, способность к эффективному использованию определенных питательных веществ корма можно считать

наследственно обусловленной, если учесть также данные Ламуре и Хатта (1939, 1948) по использованию рибофлавина и тиамина и данные Олсона (1948) по использованию витамина D₃ цыплятами разных пород и линий.

Установлена также тесная связь между интенсивностью роста и оперяемостью, так как выяснилось, что быстро растущая птица обычно лучше и быстрее оперяется, чем медленно растущая. К этим же выводам пришли также Япани Моррис (1937), Ради и Уоррен (1938), а также Уоррен и Пейн (1945), которые вели



Рис. 136. Различная скорость процесса оперения у суточных цыплят.

слева — быстро оперяющийся; справа — медленно оперяющийся цыпленок.

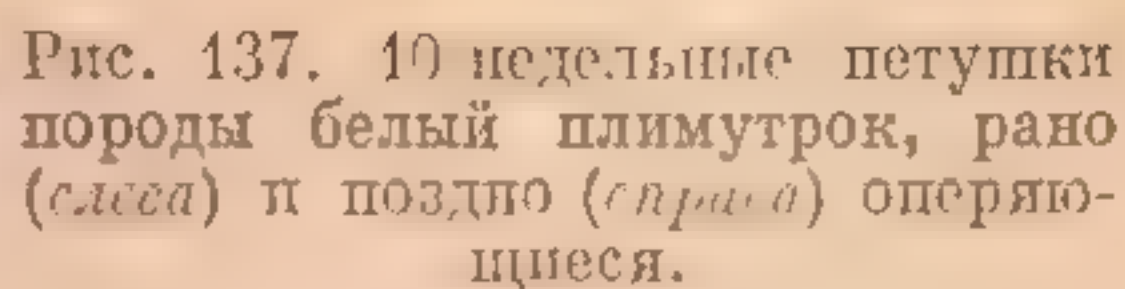
порядка
растут
стерили
недели
целят
среди
живности
корма; при
случаях

тия, обуслов-
ичем у быстр
х (Лернер
а способность
) установил

делах одной
расход корма
чем в других
и Джалл
прямой зави-
корма и счи-
зависит от

ключили на
фektivности
ний в питте-
корме недо-
во различий
петических
к эффектив-
но считать
ловленной.
ные Ла-

же тесная
сивностью
о, так как
гро расту-
че и бы-
медленно
выводам
и Мор-
рен



Масса скелета имеет также большое значение для формы тела, которая служит мерилем мясности. Так, Лернер, Асмундсон и Круден (1947) нашли у 12-недельных цыплят породы нью-гемпшир (из линии, где велась селекция на качество мяса) связь между классом птицы по убойным качествам и такими признаками, как живой вес, длина плюсны и грудной кости (киля) и ширина груди, причем птица с самым большим весом, длинной плюсной и килем и самой большой шириной груди была отнесена к самой высокой категории и по качеству. Это иллюстрируется следующей таблицей (изменено по Лернеру, Асмундсону и Крудену, 1947).

Таблица 5

| Класс | Петухи | | | | Куры | | | |
|--------------------|--------|------|------|------|------|------|------|------|
| | A+ | A | B | C | A+ | A | B | C |
| Вес тела, кг . . . | 1,88 | 1,73 | 1,42 | 1,37 | 1,65 | 1,42 | 1,22 | 0,83 |
| Длина плюсны, см | 11,9 | 11,5 | 10,8 | 10,6 | 10,6 | 10,3 | 9,7 | 9,6 |
| Длина кили, см . . | 10,4 | 9,9 | 9,4 | 9,2 | 9,8 | 9,3 | 8,8 | 7,5 |
| Ширина груди, см | 2,30 | 2,31 | 2,21 | 2,16 | 2,40 | 2,30 | 2,21 | 2,16 |

Генетические различия в ширине груди, измеренной по углу в области кили в 12-недельном возрасте, наблюдали Коллинз и др. (1950) у двух линий род-айландов, а Брунсон и др. (1956) на основании своих опытов пришли к выводу, что в формировании ширины груди принимает участие связанный с полом ген.

Согласно более ранним исследованиям Мау А. и Мау У. (1938) и Яапа и Томпсона (1940), на тип телосложения сильнее влияет отцовская наследственность (то есть тип телосложения отца в значительно большей мере передается потомству). Породные различия в форме тела особенно резко выражены в 12-недельном возрасте (Яп, 1941).

Качество тушки мясных цыплят снижается при наличии искривлений кили (рис. 138); правда, этот порок можно в известной мере исправить содержанием и кормлением, но он может быть и наследственным, как это установили впервые Уоррен (1937) и Карстенс и Прюфер (1938). После пяти лет селекции Хайру (1955) удалось вывести две линии белых леггорнов, одну с нормальным, а другую с искривленным килем, причем в первой линии частота искривлений кили увеличилась с 14,6 до 25,8%, а в другой снизилась с 21,06 до 8,28%. Тип наследования этого признака еще не изучен, так как он определяется, по-видимому, множественными факторами. Уоррен [91] указывает, что наследственное предрасположение к искривлению кили ведет себя, как рецессивный признак. Это значит, что для ликвидации этого нежелательного признака в племенном птицеводстве необходимо вести отбор по семействам. О зависимости между живым весом, ростом и другими признаками продуктивности известно следующее: между весом тела и весом яиц статистически достоверная положительная корреляция была установлена еще Фуном (1935) и затем подтверждена другими авторами; между живым весом осенью и яйценоскостью, согласно Джерому и др. (1956), существует отрицательная генетическая корреляция, которую предполагали еще Джайлес и др. (1953). Диллард и др. (1953) сообщали об отрицательной генетической корреляции между убойным весом цыплят и яйценоскостью.

О наследуемости живого веса у птицы с учетом возраста и применявшихся методик имеется обстоятельный обзор Гудмена и Годфри (1956). По их данным, живой вес в 8—12-недельном возрасте имеет наследуемость примерно 30%, а вес при переводе в закрытое помещение — 40%. Сами авторы определили показатель наследуемости живого веса в 43—47%.



Рис. 138. Нормальная (слева) и уродливая (в центре и справа) грудная кость.

Эти данные можно дополнить еще данными Ямады (1956), у которого наследуемость этого признака составляет 43%. Вес тела осенью имеет наследуемость, по Джерому и др. (1956), 50%, а вес тела в марте — 64% (Хогсетт и Нордског, 1956). Наследуемость живого веса в 10-недельном возрасте составила, по Кук и др. (1956), 50%, а в 6-недельном возрасте — 40%, в 8 недель — 35% и во взрослом состоянии — 58 и 60% (Гостли и Нордског, 1956). Эти же авторы считали, что отбор с помощью селекционного индекса, при котором учитывается вес яиц, интенсивность роста до 8 недель и живой вес во взрослом состоянии с целью улучшения интенсивности роста оказывается на 7% эффективнее.

При такой относительно высокой степени наследуемости живого веса наиболее целесообразным должен быть индивидуальный отбор по этому признаку. Мартин и др. (1953) рекомендуют в качестве лучшего критерия для отбора на генетическое улучшение интенсивности роста определять живой вес в возрасте 6 и 12 недель или по соображениям экономии труда только в 12-недельном возрасте.

О типе телосложения, о котором судят по промерам ширины груди и углу килля, имеется очень мало работ. Лернер, Асмундсон и Круден (1947) нашли наследуемость ширины груди в 12-недельном возрасте равной 21% и слабую положительную корреляцию между шириной груди и весом тела. По Кук и др. (1956), ширина груди в возрасте 10 недель имеет наследуемость 30%, а в 6-месячном возрасте — 25%. Абпланальп и Асмундсон (1956) изучали эффективность селекционного индекса в отношении оптимального улучшения ширины груди, селекционируя одну линию нью-гемпширов непосредственно по ширине груди, а другую — по индексу с учетом живого веса, ширины груди, длины плюсны и килля. Через 5 поколений в линии, отселекционированной по индексу, результаты по признаку ширины груди были на 20% лучше, чем в другой линии. Наследуемость признака оперяемости в возрасте 8 недель составила, по Харри и Нордскогу (1953), 33% у породы нью-гемпшир и 42% у полосатых плимутроков. Зигель и др. (1957) нашли наследуемость рано оперяющихся белых плимутроков по 6 признакам оперения равной 25—40% и поэтому для улучшения развития оперения в первые 10 недель жизни, а также для уменьшения количества «пеньков» при убое предлагали вести массовый отбор птицы.

Породные различия в весе и форме тела у индеек, как и различия между отдельными линиями, также обусловлены генетически. Асмундсон (1948) установил, что вес тела определяется аутосомными генами и что большой вес доминирует над малым. Аналогичные результаты он получил и для такого признака, как длина плюсны, в то время как в отношении длины килля им были установлены различные доминантные комплементарные гены, а для ширины груди — недоминантные аутосомные факторы. Асмундсон и Пун (1954) не нашли указания на сцепленное с полом наследование или преимущественное материнское влияние на вес тела и интенсивность роста и заключили из своих опытов, что больше половины всех различий веса в возрасте 24—28 недель между двумя линиями бронзовых индеек зависели от различий в интенсивности роста в возрасте 2—8 недель. Много работ было проведено также по вопросу определения наследуемости веса тела у индеек. Абпланальп и Козин (1952) нашли, что этот

признак имеет наследуемость 33% для возраста 8 недель, 39—71% для 14 недель и 24% для 26 недель. Гудмени и др. (1954) получили для возраста 25 недель 30%, а Бумгарднер и Шоффер (1954) для возраста 4—16 недель — 3—46%; у Мак-Картни (1955) этот показатель варьировал от 23 до 61%. В среднем наследуемость веса тела определяется 35—50%.

Наследуемость типа телосложения или таких промеров тела, как длина плюсны и кия, ширина и глубина груди, варьирует, согласно Абпланальпу и Козину (1952), между 13—51% для возраста 26 недель, тогда как Кондра и Шоффер (1956) для индеек в возрасте 24 недель получили более высокие показатели. Джонсон и Асмундсон (1957) установили, что вес тела в возрасте 8, 16 и 24 недель и такие промеры, как длина плюсны и кия, а также глубина туловища, имеют наследуемость 50 и 60%, а ширина груди — 30 и 40%. Они нашли также, что живой вес положительно коррелирует со всеми промерами тела; эта корреляция была самой высокой в возрасте 8 недель и снижалась к 24-й неделе.

ЛИТЕРАТУРА

- Abplanalp H., Selection procedures for poultry flocks with many hatches, *Poultry Sci.*, 35, 1285—1304, 1956.
- Abplanalp H., Genetic and environmental correlations among production traits of poultry, *Poultry Sci.*, 36, 226—228, 1957.
- Abplanalp H. and Asmundson V. S., Effectiveness of a selection index for the improvement of breast width in New Hampshire fryers, *Poultry Sci.*, 35, 1129, 1956.
- Abplanalp H. and Kossin I. L., Genetic variation of fertility and hatchability in the broad breasted bronze turkey, *Poultry Sci.*, 32, 321—331, 1953.
- Albada M., van, On the significance of some characteristics of egg production in breeding utility breeds of poultry. *Netherlands J. Agr. Sci.*, 3, 135—154, 1955.
- Albada M. van, Das Legen in Serien beim Haushuhn (*Gallus domesticus*), *Archiv f. Geflügelkunde*, 20, 321—371, 1956.
- Arroyave G., Scrimshaw N. S. and Tandon O. B., The nutrient content of the eggs of five breeds of hen. *Poultry Sci.*, 36, 469—473, 1957.
- Asmundson V. S., The influence of various factors on egg production in turkeys, *J. Agric. Res.*, 56, 387—393, 1938.
- Asmundson V. S., Differences in sexual maturity and egg production of turkeys, *Poultry Sci.*, 20, 51—56, 1941.
- Asmundson V. S., Inherited differences in weight and conformation of Bronze Turkeys, *Poultry Sci.*, 27, 695—708, 1948.
- Asmundson V. S. and Lerner I. M., Inheritance of rate of growth in domestic fowl. II. Genetic variation in growth of Leghorns, *Poultry Sci.*, 12, 250—255, 1933.
- Asmundson V. S. and Pun C. F., Inheritance of rate and growth in Bronze Turkeys, *Poultry Sci.*, 33, 411—416, 1954.
- Axelsson J., Variation und Erbllichkeit der Form der Hühnereier, *Züchtungskunde*, 13, 414—428, 1938.
- Baker R. C. and Curtis R., Individual hen differences in egg shell mottling and the relationship of shell mottling to clutch size, internal quality and weight loss, *Poultry Sci.*, 36, 904—908, 1957.
- Bernier P. E., Taylor L. W. and Gunns C. A., The relative effects of inbreeding and outbreeding on reproduction in the domestic fowl, *Hilgardia*, 20, 529—628, 1951.
- Blow W. L., Bostian C. H. and Glazener E. W., The inheritance of egg shell color, *Poultry Sci.*, 29, 381—385, 1950.
- Blow W. L. and Glazener E. W., Heritability of egg production and egg weight in turkey, *Poultry Sci.*, 33, 417—421, 1954.
- Blyth J. S. S., The correlation between egg number and egg weight in the fowl. An investigation of its inconsistency, *Poultry Sci.*, 31, 254—268, 1952.
- Brunson C. C., Godfrey C. F. and Goodman B. L., Heritability of all or none traits: hatchability and resistance to death to ten weeks of age, *Poultry Sci.*, 35, 516—523, 1956.
- Brunson C. C., Godfrey G. G. and Goodman B. L., Types of gene action in the inheritance of ten week body weight and breast angle in broilers, *Poultry Sci.*, 35, 524—532, 1956.
- Bumgardner H. L. and Shoffner C. S., The heritability of body weight of turkeys, *Poultry Sci.*, 33, 601—606, 1954.
- Byerly T. C. and Knox C. W., Date of hatch and day length effect age at first egg, *Poultry Sci.*, 25, 587—592, 1946.

- Carstens P. und Prüfer J., Abschließende Untersuchungen über die Verkrümmungen des Brustbeines beim Huhn, insbesondere die experimentelle Erforschung ihrer Erbllichkeit, *Archiv f. Geflügelkunde*, 12, 78—94, 1938.
- Collins W. M., Bliss C. J. and Scott H. M., Genetic selection for breast width in a strain of Rhode Island Reds, *Poultry Sci.*, 29, 881—887, 1950.
- Comstock R. C., Bostian und Dearstynne, 1947, по данным Schof-fner und Sloan, 1948.
- Cook R. E., Clark T. B., Dunbar R. S. and Cunningham C. J., Correlations between broiler qualities, the heritability estimates of these qualities and the use of selection indexes in chickens, *Poultry Sci.*, 35, 1137, 1956.
- Crittenden L. B., Bohren B. B. and Anderson V. L., Genetic variance and covariance of the components of hatchability in chickens, *Poultry Sci.*, 36, 104—110, 1957.
- Dempster E. R. and Lerner I. M., The optimum structure of breeding flocks. I. Rate of genetic improvement under different breeding plans, *Genetics*, 32, 555—566, 1947.
- Dillard E. N., Dickerson G. E. and Lamoureux W. F., Heritabilities of egg and meat production qualities and their genetic and environmental relationships in New Hampshire pullets, *Poultry Sci.*, 32, 897, 1953.
- Farnsworth G. M. and Nordskog A. W., Breeding for egg quality. 3. Genetic differences in shell characteristics and other egg qualities factors, *Poultry Sci.*, 34, 16—26, 1955a.
- Fox T. W. and Bohren B. B., An analysis of feed efficiency among breeds of chickens and its relationship to rate of growth, *Poultry Sci.*, 33, 549—561, 1954.
- Frey O., Untersuchungen über die Möglichkeiten einer Vorhersage der Leistung von Hühnern auf Grund der Ahnen- und Geschwisterleistungen, *Archiv. f. Geflügelkunde*, 20, 194—232, 1956.
- Funk E. M., Relation of body weight and egg weight in the domestic fowl, *Poultry Sci.*, 14, 232—235, 1935.
- Ghigi A., Is the weight of the egg a sex-linked feature? *Bericht 8. Weltgeflügelkongress, Kopenhagen*, 751—752, 1948.
- Ghostley J. E. and Nordskog A. W., Efficiency of index selection for egg weight and for growth rate, *Poultry Sci.*, 35, 1145, 1956.
- Glazener E. W., and Jull M. A. Feed utilization in growing chickens in relation to shank length, *Poultry Sci.*, 25, 433—439, 1946.
- Godfrey E. F., The genetic control of growth and adult body weight in the domestic fowl, *Poultry Sci.*, 32, 248—259, 1953.
- Godfrey G. F. and Goodman B. L., Genetic variation and covariation in broiler body weight and breast width, *Poultry Sci.*, 35, 47—50, 1956.
- Godfrey E. F. and Jaap R. G., The inheritance of growth and adult body size in the domestic fowl, *Poultry Sci.*, 31, 918, 1952.
- Goodman B. L., Brunson C. C. and Godfrey C. F., Heritability of 25-week weight in turkeys, *Poultry Sci.*, 33, 305—307, 1954.
- Goodman B. L. and Godfrey G. F., Heritability of body weight in the domestic fowl, *Poultry Sci.*, 35, 50—53, 1956.
- Gutteridge H. S. and O'Neil J. B., The relative effect of environment and heredity upon body measurements and production characteristics on poultry. I. Period of growth, *Sci. Agr.*, 22, 378—389, 1942.
- Gyles N. R., Dickerson G. E., Kempster H. L. and Kinder Q. B., Intended and actual selection in egg strains of poultry, *Poultry Sci.*, 32, 903, 1953.
- Hale R. W., Heritability of chick viability in a White Wyandotte flock, *J. of Agr. Sci.*, 44, 226—227, 1954.
- Harms I., Untersuchung über die Beziehungen zwischen Kurzperiodenleistung und der Jahreslegeleistung und ihre Bedeutung für die frühzeitige Beurteilung von Zuchthähnen nach dem sogenannten Erbgitterverfahren, *Arch. f. Gefl.-Kunde*, 19, 17—72, 1955.
- Harper J. A. and Marble D. R., Egg shape II. Muscular and other oviducal influences, *Poultry Sci.*, 24, 61—65, 1945.
- Hays F. A., Factors affecting annual egg production, *Massachusetts Agr. Exp. Sta. Bull.*, 423, 1944.
- Hays F. A., Further studies on environmental and hereditary factors affecting winter pause incidence and duration, *Poultry Sci.*, 30, 100—105, 1951.
- Hays F. A., Sex-dimorphism in tail length of chicks at ten days of age, *Poultry Sci.*, 31, 1093, 1952.
- Hays F. A., Inheritance of viability of pullets in the laying house, *Poultry Sci.*, 33, 1107—1108, 1954.
- Hays F. A. and Spear E. W., Variations in shades of shell color in Rhode Island Red eggs, *Poultry Sci.*, 30, 340—342, 1951.
- Hazel L. N. and Lamoureux W. F., Heritability, maternal effects and nicking in relation to sexual maturity and body weight in White Leghorns, *Poultry Sci.*, 26, 508—514, 1947.
- Hess C. W., Byerly T. C., and Jull M. A., The efficiency of feed utilization by Barred Plymouth Rock and crossbred broilers, *Poultry Sci.*, 20, 210—215, 1941.

- Hess C. W. and Jull M. A., A study of the inheritance of feed utilization efficiency in the growing domestic fowl, *Poultry Sci.*, 27, 24—39, 1948.
- Hill J. F., Dickerson G. E. and Kempster H. L., Some relationships between hatchability, egg production and adult mortality, *Poultry Sci.*, 33, 1059—1060, 1954.
- Hogsett M. L. and Nordskog A. W., Genetic covariance analysis of egg production, egg weight, and body weight in the fowl, *Poultry Sci.*, 35, 1148, 1956.
- Howes C. E. and Hutt F. B., Genetic variation in efficiency of Thiamine utilization by the domestic fowl, *Poultry Sci.*, 35, 1223—1229, 1956.
- Hurry H. and Nordskog A. W., A genetic analysis of chick feathering and its influence on growth rate, *Poultry Sci.*, 32, 18—25, 1953.
- Hutt F. B. and Cole R. K., Genetic control of Lymphomatosis in the fowl, *Science*, 106, 379—384, 1947.
- Hyre H. N., The effect of heredity and environment on keel deformities in White Leghorns. West Virginia University, *Agr. Exp. Sta. Bull.*, 381, 1955.
- Jaap R. G., Body form in growing chickens, *J. Agr. Res.*, 62, 431—443, 1941.
- Jaap R. G. and Grimes J. F., Growth rate and plumage color in chickens, *Poultry Sci.*, 35, 1264—1269, 1956.
- Jaap R. G. and Morris L., Genetical differences in eight week weight and feathering, *Poultry Sci.*, 16, 44—48, 1937.
- Jaap R. G. and Thompson R. B., Heritable differences in conformation of adult fowl, *Poultry Sci.*, 19, 73—78, 1940.
- Jeffrey F. P., Breed differences in yolk defects of fresh eggs, *Poultry Sci.*, 24, 241—244, 1945.
- Jeffrey F. P., Blood and meat spots in chicken eggs, *Poultry Sci.*, 24, 363—374, 1945a.
- Jeffrey F. P. and Walker C. E., The relationship between egg shell color and incidence of colored meat spots, *Poultry Sci.*, 29, 244—247, 1950.
- Jerome F. N., Henderson C. R. and King S. C., Heritabilities, gene interactions, and correlation associated with certain traits in the domestic fowl, *Poultry Sci.*, 35, 995—1013, 1956.
- Jerome F. N., Slinger S. J., Huntsman C. M. and Pepper W. F., The relationship between dominant white and growth of chicks, *Poultry Sci.*, 35, 1956.
- Johnson A. S., Genetic and seasonal variation in incidence of blood and meat spots in chicken eggs, *Canadian J. of Agr. Sci.*, 36, 390—393, 1956.
- Johnson A. S. and Asmundson V. S., Genetic and environment factors affecting size of body and body parts of turkeys, *Poultry Sci.*, 36, 296—301, 1957.
- Johnson A. S. and Merritt E. S., Heritability of albumen height and specific gravity of eggs from White Leghorns and Barred Rocks and the correlation of these traits with egg production, *Poultry Sci.*, 34, 578—587, 1955.
- Jull M. A. and Quinn J. P., The inheritance of body weight in the domestic fowl, *J. Heredity*, 22, 283—294, 1931.
- Kaufman L., Sex-linked inheritance of body weight in fowls, *Bericht 8. Weltgeflügelkongress*, Kopenhagen, 291—296, 1948.
- Kaufman L., On the mode of inheritance of broodiness. *Bericht 8. Weltgeflügelkongress*, Kopenhagen, 301—304, 1948.
- Kempster H. L., The normal growth of chickens, *Missouri Agr. Expt., Sta. Bull.*, 423, 1—20, 1941.
- King S. C. and Hall G. O., Egg quality studies at the New York Random Sample Test, *Poultry Sci.*, 34, 799—809, 1955.
- King S. C. and Henderson C. R., Heritability studies of egg production in the domestic fowl, *Poultry Sci.*, 33, 155—169, 1954.
- Knox C. W. and Godfrey A. B., Factors influencing the percentage of thick albumen of hen's eggs, *Poultry Sci.*, 17, 159—162, 1938.
- Knox C. W. and Godfrey A. B., Five years of breeding for high and low percentage of thick albumen in the eggs of Rhode Island Reds, *Poultry Sci.*, 19, 291—294, 1940.
- Knox C. W. and Marsden S. J., Breeding for increased egg production in Beltsville small whiteturkeys, *Poultry Sci.*, 33, 443—447, 1954.
- Kondra P. A. and Shoffner R. N., Heritability of some body measurements and reproductive characters in turkeys, *Poultry Sci.*, 35, 1262—1267, 1956.
- Kosin J. J., Length of pre-incubation storage and heredity as factors affecting the hatchability of turkeys eggs, *Poultry Sci.*, 33, 24—28, 1954.
- Krueger W. F., Dickerson G. E., Kinder O. B. and Kempster H. L., The genetic and environmental relationship of total egg production to its components and to body weight in the domestic fowl, *Poultry Sci.*, 31, 922, 1952.
- Lamoureux W. F. and Hutt F. B., Genetic resistance to deficiency of Riboflavin in the chick, *Poultry Sci.*, 27, 334—341, 1948.
- Landauer W., The hatchability of chicken eggs as influenced by environment and heredity, *Storrs Agr. Exp. Sta. Bull.*, 262, 1951.
- Lerner I. M., Shank length as a criterion of inheritent size, *Poultry Sci.*, 16, 1937.
- Lerner I. M., Relative growth and hereditary size limitation in the domestic fowl, *Hilgardia*, 10, 511—560, 1937a.
- Lerner I. M., «Nicking» in relation to maturity in S.C.W. Leghorns, *Amer. Nat.*, 79, 152—159, 1945.

- Lerner I. M., The effect of selection for shank length on sexual maturity and early egg weight in Single Comb White Leghorn pullets, *Poultry Sci.*, 25, 204—209, 1946.
- Lerner I. M. and Asmundson V. S., Genetics of growth constants in domestic fowl, *Poultry Sci.*, 17, 286—294, 1938.
- Lerner I. M., Asmundson V. S. and Cruden D. M., The improvement of New Hampshire fryers, *Poultry Sci.*, 26, 515—524, 1947.
- Lerner I. M. and Bird F. H., Experiments on selection for resistance to Riboflavin deficiency in Single Comb White Leghorns, *Poultry Sci.*, 27, 342—346, 1948.
- Lerner I. M. and Cruden D., The heritability of accumulative monthly and annual egg production, *Poultry Sci.*, 27, 67—68, 1947.
- Lerner I. M. and Cruden D., The heritability of egg weight: the advantages of mass selection and of early measurements, *Poultry Sci.*, 30, 34—41, 1951.
- Lerner I. M. and Dempster E. R., An empirical test of part record selection for egg production, *Poultry Sci.*, 35, 1349—1355, 1956.
- Lerner I. M. and Hazel L. N., Population genetics of a poultry flock under artificial selection, *Genetics*, 32, 325—339, 1947.
- Lerner I. M. and Taylor L. W., The inheritance of egg production in the domestic fowl, *Amer. Nat.*, 77, 119—132, 1943.
- Lerner I. M. and Taylor L. W., Further observations on winter pause in Single Comb White Leghorn pullets, *Poultry Sci.*, 26, 198—205, 1947.
- Lerner I. M., Taylor L. W. and Lowry D. C., Selection for increased incidence of blood spots in White Leghorns, *Poultry Sci.*, 30, 748—757, 1951.
- Lorenz F. W. and Taylor L. W., The inheritance of albumen quality characteristic of chicken eggs, *J. Agr. Research*, 61, 293—301, 1940.
- Lush J. L., Lamoureux W. F. and Hazel L. N., The heritability of resistance to death in the fowl, *Poultry Sci.*, 27, 375—388, 1948.
- MacLaury D. W. and Nordskog A. W., Effects of inbreeding on mortality in the domestic fowl, *Poultry Sci.*, 35, 582—585, 1956.
- Marble D. R., Genetics of egg shape, *Poultry Sci.*, 22, 61—71, 1943.
- Martin G. A., Glazener E. W. and Blow W. L., Efficiency of selection for broiler growth at various age, *Poultry Sci.*, 32, 716—720, 1953.
- Maw A. J. G., The inheritance of skeletal dimensions in the domestic fowl, *Sci. Agr.*, 16, 85—112, 1935.
- Maw A. J. G., Inherited Riboflavin deficiency in chicken eggs, *Poultry Sci.*, 33, 216—217, 1945.
- Maw A. J. G., The influence of type of sire on the body size of the progeny, *U. S. Egg. Poultry Mag.*, 44, 78—84, 1938.
- Mayfield H. L., Roehm R. R. and Beeckler A. F., Riboflavin and Thiamine content of eggs from New Hampshire and White Leghorn hens fed diets containing condensed fish or dried whale solubles, *Poultry Sci.*, 34, 1106—1111, 1955.
- McCartney M. G., Heritability of egg production in White Holland Turkeys, *Poultry Sci.*, 34, 1280—1283, 1955.
- McCartney M. G., Heritability and genetic correlations of body weights of White Holland turkeys, *Poultry Sci.*, 34, 617—621, 1955a.
- McCartney M. G., Reproductive performance in broody and nonbroody turkeys, *Poultry Sci.*, 35, 763—765, 1956.
- McCartney M. G., Heritability of egg weight in White Holland Turkeys, *Poultry Sci.*, 35, 230—231, 1956a.
- McCartney M. G. and Jull M. A., Efficiency of feed utilization in New Hampshires to ten weeks, *Poultry Sci.*, 27, 17—23, 1948.
- McClary C. F. and Lerner I. M., Extra-chromosomal effects in the transmission of egg-shell quality in chickens, *Genetics*, 35, 679, 1950.
- McClary C. F. and Barse G. E., An apparent genetic correlation between egg shell thickness and blood spot incidence in chicken eggs, *Poultry Sci.*, 33, 1070—1071, 1954.
- Mehner A., Wesen und Bedeutung der Brustbeinverkrümmungen beim Huhn, *Jahrbuch f. Geflügelzüchter*, 122—131, 1957.
- Morris J. A., Genetic parameters associated with characters affecting egg production in the domestic fowl. I. Heritability of total egg production during the pullet year, *Aust. J. Agr. Res.*, 7, 625—629, 1956.
- Moultrie F., King D. F. and Cottier C. J., Fifteen years of selection for viability in White Leghorns, *Poultry Sci.*, 32, 454—461, 1953.
- Meuller C. D., A comparison of commercial inbred-hybrid chickens and first generation crossbreds from noninbred stock, *Poultry Sci.*, 166—170, 1952.
- Munro S. S., 1936, по данным Shoffner u. Sloan, 1948.
- Munro S. S., Bird S. and Hopkins J. W., 1937, по данным Shoffner u. Sloan, 1948.
- Nalbandov A. V. and Card L. E., Endocrine modification of the broody genotype of cocks, *Journ. Hered.*, 36, 34—39, 1945.
- Niesel M.-P., Untersuchungen über den geschlechtsgebundenen Erbgang der Legeleistung beim Haushuhn, *Arch. f. Kleintierzucht*, 2, 329—352, 1941.
- Oliver M. M., Bohren B. B. and Anderson V. L., Heritability and selection efficiency of several measures of egg production, *Poultry Sci.*, 36, 395—402, 1957.

- Olsen M. W. and Haynes S. K., Egg characteristics which influence hatchability, *Poultry Sci.*, 28, 198—201, 1949.
- Olsson N., Studies on specific gravity of hen's eggs, Leipzig, 1934.
- Olsson N., Investigations on the Vitamin D requirements of chicks, poults, ducklings, and goslings. *Lantbruks—Högskol Ann.*, 16, 1—38, 1948.
- Onishi N., On the inheritance of sexual maturity in Single Comb White Leghorns, *Bericht 10. Weltgeflügelkongress*, Edinburgh, 33—37, 1954.
- Peeler R. J., Glazener E. W. and Blow W. L., The heritability of broiler weight and weight and age at sexual maturity and the genetic and environmental correlations between these traits, *Poultry Sci.*, 34, 420—426, 1955.
- Plumart P. E. and Mueller C. D., Effect of sex-linked early feathering on the plumage from 6—12 weeks of age, *Poultry Sci.*, 33, 715—721, 1954.
- Punnett R. C. and Bailey P. G., On inheritance of weight in poultry, *J. Genetics*, 4, 23—39, 1914.
- Quinn J. P., Godfrey A. B. and Lee A. R., Breeding for high and low incidence of blood spots in eggs of Rhode Island Reds, *Poultry Sci.*, 27, 680, 1948.
- Quinn J. P., Gordon C. D. and Godfrey A. B., Breeding for egg shell quality as indicated by egg weight loss, *Poultry Sci.*, 24, 399—403, 1945.
- Radi M. H. and Warren D. C., Studies on the physiology and inheritance of feathering in the growing chick, *J. Agr. Res.*, 56, 679—706, 1938.
- Roberts E., Card L. E., Shaklee W. E., and Waters N. F., Inheritance of egg weight, *Poultry Sci.*, 31, 870—875, 1952.
- Robertson A. and Lerner I. M., The heritability of all-or-none traits; viability of poultry, *Genetics*, 34, 395—411, 1949.
- Saeki J., Inheritance of broodiness in Japanese Nagoya fowl, with special reference to sex-linkage and notice inbreeding practice, *Poultry Sci.*, 36, 378—383, 1957.
- Scheinberg S. L., Ward H. and Nordskog A. W., Breeding for egg quality. I. Heritability and repeatability of egg weight and its components, *Poultry Sci.*, 32, 1953.
- Schnetzler E. E., Inheritance of rate of growth in Barred Plymouth Rocks, *Poultry Sci.*, 15, 369—376, 1936.
- Shaklee W. E., Knox C. W. and Marsden S. J., Heritability of egg production in Beltsville small White turkeys, *Poultry Sci.*, 31, 395, 1952.
- Sheldon B. L., Genetic parameters associated with characters affecting egg production in domestic fowl. I. Heritability of total egg production during the pullet year, *Aust. J. Agric. Res.*, 7, 625—629, 1956.
- Shoffner R. N. and Sloan H. J., Heritability studies in the domestic fowl. 8, *Weltgeflügelkongress*, Kopenhagen, 269—281, 1948.
- Shultz F. T., Analysis of egg shape of chickens, *Biometrics*, 9, 336—353, 1953.
- Siegel P. B., Craig J. V. and Mueller C. D., Heritabilities, sex differences and phenotypic correlations for six feathering characteristics, *Poultry Sci.*, 36, 621—628, 1957.
- Taylor L. W. and Lerner I. M., Inheritance of egg shell thickness in White Leghorn pullets, *J. Agr. Res.*, 58, 383—396, 1939.
- Taylor L. W. and Lerner I. M., Inheritance of shell-finish in Single Comb White Leghorns, *J. Heredity*, 32, 33—36, 1941.
- Vondell J. N., Detection of chickens laying «fishy eggs», *Poultry Sci.*, 27, 1948.
- Wagenen A. van, Hall G. O. and Wilgus H. S., Variations in egg quality characters in certain breeds, varieties and strains of chickens, *J. Agr. Research*, 54, 1937.
- Warren D. C., Physiologic and genetic studies of crooked keels in chickens, *Kansas Agr. Sta. Techn. Bull.*, 44, 1937.
- Warren D. C., The crossbreeding of poultry, *Kansas Agr. Exp. Sta. Bull.*, 52, 1942.
- Warren D. C. Developing early feathering strains in heavy breeds of poultry, *Kansas Agr. Expt. Sta. Cir.* 15, 224, 1944.
- Warren D. C. and Payne L. F., Influence of early feathering upon a chick's growth rate, *Poultry Sci.*, 24, 191—192, 1945.
- Waters N. F., Genetic aspects of egg weight observed during inbreeding experiments, *Poultry Sci.*, 20, 14—27, 1941.
- Wilcox F. H. and Cole R. K., The inheritance of differences in the lysozyme concentration of hen's egg white, *Poultry Sci.*, 34, 1228, 1955.
- Wilson W. O., Egg production rate and fertility in inbred chickens, *Poultry Sci.*, 27, 719—726, 1948.
- Wilson W. O., Viability of embryos and of chicks in inbred chickens, *Poultry Sci.*, 27, 727—735, 1948a.
- Wilson W. O. and Johnson L. E., The inheritance of egg production and hatchability in turkeys, *Poultry Sci.*, 25, 278—284, 1946.
- Wyatt A. J., Genetic covariation of egg production and other economic traits in poultry, *Poultry Sci.*, 32, 930, 1953.
- Wyatt A. J., Genetic variation and covariation in egg production and other economic traits in chickens, *Poultry Sci.*, 33, 1266—1274, 1954.
- Yamada J., Genetics of poultry. 15, Genetic variation and covariation in economic traits in some breeds of chickens, *Nat. Inst. of Genetic (Japan)*, 5, 27, 1956.
- Znojilova V., Über das Vorkommen von Blutflecken in den Hühnereiern, *Archiv f. Geflügelkunde*, 21, 124—131, 1957.

Проч

В пред
различных п
гические пр
В данной гл
описание все
Особое вним
все основани
ствию генов
но небольш
о фенотипах
витие орган
принципиал
вом случае
химических
типами обу
Более под
здесь мы с

Во
делевско
рогаторо
нирующ
геном
у овед
проявл
рога, п
(нормал
видные
варьир
рогови
по свое
тем, чт
кивают
объясн

ГЛАВА ТРИНАДЦАТАЯ

Прочие морфологические и физиологические признаки

Док. д-р О. Венге

Институт генетики домашних животных
при Высшей сельскохозяйственной школе Швеции Уппсала

В предыдущих главах мы рассматривали наследование целого ряда различных признаков. Однако есть еще и другие морфологические и физиологические признаки, изучение которых представляет известный интерес. В данной главе мы рассмотрим некоторые из них, поскольку исчерпывающее описание всех известных наследственных признаков не входит в нашу задачу. Особое внимание будет уделено описанию физиологических признаков. Есть все основания предполагать, что здесь мы приближаемся к собственному действию генов, так как с биохимической точки зрения речь идет об относительно небольшой разнице между проявлениями различных генотипов, то есть о фенотипах. Хотя в действии любого гена, вызывающего аномальное развитие органа, и действии гена, определяющего, например, тип гемоглобина, принципиальной разницы не существует, есть основание считать, что в первом случае до появления конечного результата происходит длинный ряд биохимических процессов, тогда как во втором случае разница между двумя генотипами обусловлена незначительными отличиями в строении одной молекулы. Более подробная дискуссия на эту тему была бы преждевременной, поэтому здесь мы сошлемся на главу II данного руководства.

I. Морфологические признаки

Наличие рогов и комолость

Во многих учебниках в качестве классического примера простого менделевского наследования приводят наличие рогов и комолость у крупного рогатого скота и овец. Обычно говорится, что комолость обусловлена доминирующим фактором, тогда как наличие рогов определяется рецессивным геном в двойной дозе. По-видимому, при формировании этого признака у овец речь идет о такой форме доминирования, которая у самок и самцов проявляется по-разному. Форма рогов также бывает различной. Встречаются рога, полностью сросшиеся со скелетом головы, то есть с настоящей *os cornus* (нормальные рога), и зачаточные («качающиеся» рога), напоминающие роговидные образования, не связанные с черепом. По степени развития они сильно варьируют и могут быть представлены всеми переходными формами, от мелких роговидных образований с диаметром меньше 1 см до образований, сходных по своей форме и величине с нормальными рогами, но отличающихся от них тем, что они не срастаются с черепом. Это основная трудность, с которой сталкиваются генетики при объяснении наследования рогатости. Очень сложное объяснение наследованию нормальных и зачаточных рогов, а также

комолости дали И б с е н и К о к с (1940) и И б с е н (1944). По их мнению, все овцы гомозиготны по гену рогатости H (следовательно, его можно не принимать во внимание). У комолых пород имеется ген P , который доминирует над комолостью (p). Кроме того, имеется еще модифицирующий ген (hm), вызывающий комолость у самок, которые в противном случае могли бы быть рогатыми. Таким образом, у комолой породы оба пола имеют генотип $RRHHHtHt$ или $RRHHhmhm$, тогда как $rrHHHtHt$ вызывает рогатость у обоих полов, а $rrHHhmhm$ — рогатость самцов и комолость самок. У дорсетгорнских и шотландских черноголовых овец, а также у многих диких пород овец Азии и Северной Америки оба пола имеют рога. У английских пород — саутдаунской, шропширской, гемпширской и др. — и самцы и самки комолы, а у пород меринос, рамбулье и муффлон самцы рогаты, а самки комолы.

В отношении зачаточных рогов считалось, что имеется ген (Sc), проявление которого у комолой породы обусловлено полом, то есть зачаточные рога появляются у гетерозиготных по этому гену ($Scsc$) самцов. У рогатых особей ген Sc гипостатичен. Появление рогов у помесных баранов (в F_1), полученных от скрещивания между породами, у которых оба пола или рогаты, или комолы, объясняется наличием еще одного гена (Ha).

Относительно наследования рогатости, зачаточных рогов и комолости имеется много других гипотез, которые, однако, не дают исчерпывающих объяснений этому явлению. Была выдвинута гипотеза о том, что комолость определяется сцепленным с полом геном. Еще одна гипотеза предполагала наличие серии множественных аллелей (H , H' и h). Конечно, обе эти гипотезы могут объяснить некоторые положения, но для всех случаев они не подходят, поэтому мы должны сделать вывод, что в отношении наследования рогатости и комолости у овец генетики не пришли еще к единому мнению [70].

Считается, что наследование рогатости у крупного рогатого скота определяется четырьмя парами генов. В и л ь я м с Х. Д. и В и л ь я м с Т. (1952) в своей более поздней работе подвергают все эти гипотезы критическому анализу. Они приводят более подробное описание фенотипа различных модификаций формы рогов, встречающихся и у герефордов (нормальный, вмятый, прочно сидящий зачаточный рог, округленный и остроконечный). На основе старого материала, дополненного новыми данными, авторы делают вывод о том, что теория о четырех парах аллелей лучше всего согласуется с наблюдениями. Однако, по их мнению, ген для зачаточных рогов рецессивен, а не доминантен, как об этом упоминалось выше. Они считают наиболее вероятным, что ген для вмятой выгнутой формы рога рецессивен и его проявление ограничено полом. Авторы приходят к выводу, что один только подход к гипотезам о наследовании рогов во всех их модифицированных формах указывает на значительную сложность этой проблемы и что гипотеза о четырех генах оказывается далеко не во всех случаях состоятельной. К о у л и И о г а н с о н (1948) считают возможным объяснить тип наследования рогов с помощью гипотезы моногибридного наследования. Они предполагают, что формирование рогов обусловлено простым геном (P), который тормозит их развитие у комолых пород. Далее известно, что мужской гормон оказывает влияние как на степень доминирования, так и на величину рогов и их форму у рогатых особей (pp). Число модифицирующих генов неизвестно. При скрещивании комолых пород с теми породами, которые несут сильно модифицирующие гены (например, брама, африканская, айрширская), рога могут образоваться у некоторых самцов F_1 ; таким образом, среди потомства F_1 можно найти все переходные формы — от комолых самок и животных с зачаточными рогами до самцов с внешне нормальными рогами. В основу этого предположения положены результаты опыта по скрещиванию абердин-ангусской породы, с одной стороны, с джерсейской и голштино-фризской породами — с другой, а также обратного скрещивания между ними (табл. 1).

Если считать, что наличие зачаточных рогов у животных, которые в противном случае могли быть комолыми, обусловлено модифицирующими генами, то полученные данные совпадают с теоретически ожидаемыми. Поче-

Распределение особей с рогами нормального типа, зачаточными рогами и комолых при скрещивании абердин-ангусской породы с голштино-фризской или джерсейской породой

Таблица 1

| | Быки | | | Коровы | | |
|-----------------------|----------------------|----------------------|---------|----------------------|----------------------|---------|
| | с нормальными рогами | с зачаточными рогами | комолые | с нормальными рогами | с зачаточными рогами | комолые |
| Рогатый ♂ × комолая ♀ | | | | | | |
| Комолый ♂ × рогатая ♀ | | 6 | 2 | | 4 | 9 |
| F_1 | | 9 | 1 | | 6 | 6 |
| F_2 | | 15 | 3 | | 10 | 15 |
| | 4 | 10 | 9 | 8 | 2 | 15 |
| F_2 | | 12 рогатых | | | 36 комолых | |

сп, получаемые от скрещиваний рогатых особей с комолыми, никогда не бывают рогатыми, а расщепление в F_2 полностью совпадает с теоретическим отношением 3 : 1 при доминировании. Это, следовательно, не только самое простое, но, по-видимому, и самое правильное объяснение наследования рогатости у крупного рогатого скота.

Типы волосяного покрова

Различные типы волосяного покрова находят у большинства видов домашних животных. У кроликов, кроме нормального, встречается еще так называемый ангорский тип, обусловленный одним рецессивным геном в двойной дозе, который вызывает очень сильное удлинение отдельных волос. В противоположность этому типу встречаются животные с крайне коротким волосом — это так называемый тип рекс. Таким образом, у кроликов доказано наличие трех различных, не зависящих друг от друга рецессивных генов, которые в двойной дозе обуславливают отклонения от длины волос. Если внимательно рассмотреть такую шкурку, можно заметить, что кроющий волос развит здесь слабо, вследствие чего пух выступает сильнее. Такие типы волосяного покрова — длинноволосый ангорский и коротковолосый тип рекс — можно встретить у большинства видов домашних животных, за исключением, разве, лошади. Можно считать, что у остальных видов вариация в длине волос обусловлена множественными наследственными факторами и их взаимодействием с окружающей средой. Ярко выраженного типа рекс не бывает. У свиней встречаются также породные различия в длине волосяного покрова и извитости, но о типе наследования этих признаков ничего не известно (рис. 139). У мангалицкой породы доказано наличие двух типов щетины, в то время как у других пород найден лишь один тип.

Хёфлигер (1931), исследовав волосяной покров дикой и домашней свиньи, доказал, что дикому типу присуща большая изменчивость в длине и толщине щетины, чем домашнему. У одомашненных пород свиней щетина короче и тоньше, чем у диких, и отличается несколько меньшей жесткостью.

У овец и коз ангорский тип волосяного покрова хорошо известен, в модифицированной форме он встречается у кошки и норки. У последних доказано, кроме того, наличие типа рекс. Этот же тип представлен и у таких лабораторных животных, как мыши и морские свинки. Во всех изученных случаях получены указания на рецессивный тип наследования.

Тип волосяного покрова у собак характеризуется, по-видимому, наибольшим разнообразием. Так, Нехтсгейм [63] упоминает о большом числе различных форм волоса. По-видимому, эти различия носят характер количественных, а не качественных.



Рис. 139. Извитая щетина у современной американской породы свиней (фото Венге).

который может локализоваться на веках, внутренней мочке уха и конечностях. Такой тип, описанный у гернсейской породы Хаттом и Сондерсом (1953), обусловлен одним аутосомным рецессивным геном в гомозиготном состоянии (см. глава II). Такие особи обычно погибают, в связи с чем безволосость в большинстве случаев описывают как летальный или полуметальный фактор. Летальное действие гена, вызывающего безволосость, надо считать вторичным. Если таких животных предохранить от потери тепла, они могут прожить долго. Некоторым авторам удавалось даже разводить безволосых кроликов (Нахтсгейм [63]). Неполная безволосость (гипотрихоз) описана у лошади, крупного рогатого скота, овец, коз, свиней (рис. 140), собак, кошек, кроликов, крыс и мышей.

Другие особенности волосяного покрова, такие, как направление и расположение волос в завитке, здесь рассматриваться не будут по той причине, что соотношения их при наследовании до сих пор не изучены. С примерами извитости мы встречаемся у айрширской и шведской комолой породы крупного рогатого скота; они обусловлены, по-видимому, одним доминантным геном. У других пород, например симментальской и пинцгауской, встречается другая форма извитости. Считают, что фактором ее является рецессивный ген в двойной дозе (по Джилмору, 1950).



Рис. 140. Наследственное отсутствие волосяного покрова у свиней:

1 — нормальный волосяной покров у хряка польско-китайской породы; 2 — безволосая мексиканская свинья; 3 — помесь F_1 с волосяным покровом промежуточного типа (по Робертсу и Керролу, 1931).

венных различий, то есть они обусловлены различиями между множественными наследственными факторами. Простое менделевское наследование встречается здесь редко. Можно, однако, сказать, что коротковолосость доминирует над длинноволосостью, прямой волос отчасти доминирует над «волнистым», а грубый — над коротким и мягким.

У большинства видов домашних животных встречаются совершенно безволосые особи или особи с чрезвычайно скудным волосяным покровом,

В то время
образом для
шие, нередко
животных вст
ле пород (из Н
не выражены
нормальными
типами выра
ними ушами
Большие разл
форме: коротк
мальных. Отно
вания, котор
простой парой
едини. Норм
встречаются
ухость — у ге

У больш
ловка ушей
мр, у кар
африкански
относится и
чаются у н
как крупная
ся доминан
короткие ст
баран) обу
чественный
серией трех
ра), Н — в
нодоминант
тип Nh хар
встречаются
к простому
критически
как и у кр
ных факто
тера, мале
чаев эта п

В это
полученны
ской поро
ленная ук
У животи
выемку.
можно го
ных (нор
показана
рогатого
ушей (Д

Хотя
рассматри
чаются к

Уши и постановка ушей

В то время как среди семейства лошадиных и быков известны главным образом две формы ушей (относительно небольшие нормальные уши и большие, нередко свисающие, как у осла, мула, зебу, буйвола), у других видов животных встречаются более разнообразные формы. У овец при большом числе пород (из Норвегии, СССР, Германии, США и др.) известны три типа с крайней выраженной короткоухостью (безухие породы), короткоухий тип и тип с нормальными ушами. Разница в длине ушей между безухим и короткоухим типами выражена очень резко, но между короткоухим и типом с нормальными ушами она значительно слабее. Большие различия наблюдаются и в форме: короткие уши острее и уже нормальных. Относительно типа наследования, которое определяется здесь простой парой генов, мнения генетиков едины. Нормальные уши и безухость встречаются у гомозигот, короткоухость — у гетерозигот.

У большинства пород овец постановка ушей вертикальная, но, например, у каракульской и некоторых африканских пород уши висят. То же относится и к козам, собакам, свиньям и кроликам. Так, висячие уши встречаются у немецкой длинноухой породы свиней и у датских ландрасов, тогда как крупная белая порода имеет уши, направленные вертикально, что является доминантным признаком. У кроликов величина ушей и их форма (ср. короткие стоячие уши горностаевой породы и длинные висячие уши у породы баран) обусловлены полимерными генами и проявляются как простой количественный признак. Предполагалось, что форма ушей у собаки обусловлена серией трех аллельных генов: H^a дает полустоячие уши (например, у терьера), H — висячие (лягавая), а h — прямостоячие уши. Ген H^a является полнодоминантным, тогда как H доминирует над h только частично, так что тип Hh характеризуется полустоячими ушами. Кроме того, у некоторых пород встречаются и другие гены, влияющие на постановку ушей. С другой стороны, к простому объяснению наследования этого признака многие авторы отнеслись критически, поэтому более вероятным кажется предположение, что здесь, как и у кроликов, может идти речь только о полимерных генах (множественных факторах). Считают, что у некоторых пород, например эльзасской и пойнтера, маленькие уши доминируют над большими. Однако в большинстве случаев эта проблема еще не решена (Бернс [10]).

В этой связи следует упомянуть, что у айрширского скота и помесей, полученных от скрещивания его с герефордской, джерсейской или шортгорнской породами в Новой Зеландии, была обнаружена наследственно обусловленная уклоняющаяся от нормальной форма ушей и доминирующая над ней. У животных с двумя доминантными генами уши имеют на конце глубокую выемку. Глубина ее у гетерозиготных животных варьирует, так что здесь можно говорить только о неполном доминировании. Форма уха у рецессивных (нормальных), гетерозиготных и доминантных гомозиготных животных показана схематически на рисунке 141 (Мак-Дональд, 1957). У крупного рогатого скота описаны и другие, отклоняющиеся от нормальной формы ушей (Джилмор, 1950).

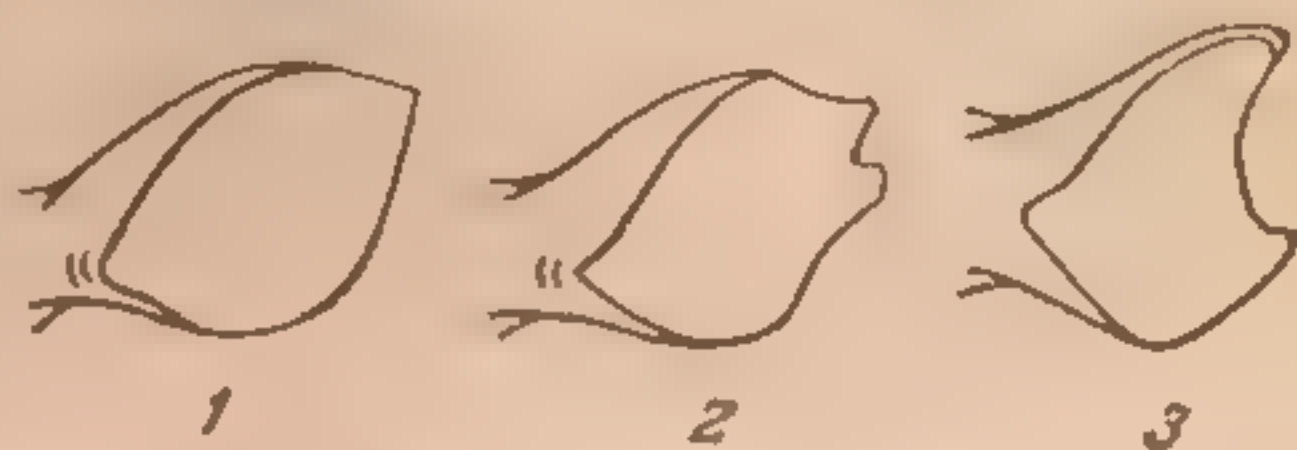


Рис. 141. Форма ушных выемок у крупного рогатого скота:

1 — нормальный рецессивный тип (nn); 2 — гетерозиготный (Nn); 3 — гомозиготный (NN) (по Мак-Дональду, 1957).

Карликовость

Хотя при нормальных условиях величину домашних животных следует рассматривать как чисто количественный признак, у большинства видов встречаются карликовые формы, появление которых обусловлено аутосомным



Рис. 142. Карликовый тип у герефордов (см. также рис. 103) (фото В е н г е).

рецессивным геном в гомозиготном состоянии. Однако не следует смешивать наследственно обусловленную карликовую форму с той, которая обусловлена ненаследственными нарушениями обменных процессов в организме (фенокопии).

У крупного рогатого скота известны два типа карликовости: один встречается в породе декстер-керри и в гомозиготном состоянии обуславливает появление летальных бульдогообразных телят (доминирующий фактор с рецессивным летальным действием) и другой, встречающийся у герефордской и абердин-ангусской пород (рис. 142). В последнем

случае уклоняющийся от нормального тип телосложения обусловлен аутомсомным рецессивным геном в двойной дозе. По-видимому, речь идет об одном и том же гене, так как при спариваниях быков абердин-ангусской с коровами герефордской породы появлялись карликовые типы (Г р е г о р и и К е р р о л, 1956). Вес этих телят был вдвое меньше веса нормальных телят. В таблице 2 даны для сравнения вес и промеры двух карликовых помесей абердин-ангус \times герефорд и соответствующие средние показатели по 52 телкам герефордской породы.

Таблица 2

Живой вес и промеры двухлетних карликовых и нормальных телок герефордской породы
(По Г р е г о р и и К е р р о л у, 1956)

| | Карликовые | Нормальные | Индекс |
|-------------------------------|------------|------------|--------|
| Вес, кг | 230 | 454 | 50,6 |
| Высота в холке, см | 91 | 114 | 79,8 |
| Обхват груди, см | 140,5 | 180 | 78,1 |
| Длина туловища, см | 107,5 | 142 | 75,7 |
| Ширина головы, см | 21 | 21,9 | 95,9 |
| Длина головы, см | 35,9 | 44,6 | 80,5 |
| Диаметр метатарзуса | 4,5 | 5,0 | 90,0 |

Карликовый тип описан и у шортгорнов. При возрастающей заинтересованности к производству мяса во многих европейских странах и увеличившемся в связи с этим импорту абердин-ангусского и герефордского скота вместе с ним мог быть ввезен в Европу и ген карликового роста. Поэтому важно подчеркнуть, что учеными разработаны такие методы (например, радиография), которые позволяют идентифицировать гетерозиготных животных вскоре после их рождения (Э м м е р с о н и Х е й з е л, 1956).

Другой метод, в основу которого положены морфологические различия в форме головы, описан Г р е г о р и и др. (1953).

Как упоминалось выше, не все так называемые карликовые типы обусловлены простым менделирующим фактором. Если скрещивать шетлендских пони с лошадью крупной породы, то, несмотря на материнское влияние,

потомство будет иметь приблизительно промежуточные размеры (Уолтон и Хэммонд, 1938; Флейд, 1958), так же как это имеет место у коз при скрещивании суданской породы (карликовая) со средиземноморским типом (норма) (Геллардонн, 1956) и во многих случаях скрещивания кроликов крупных и мелких пород (см. Венге, 1950, 1953). Однако у кроликов существует карликовая форма (Грин, 1940), которая обусловлена простым рецессивным фактором, оказывающим летальное действие в гомозиготном состоянии.

Ф о р м а г о л о в ы

Форма головы сильно варьирует у различных пород в пределах одного вида животных. Примером этому могут служить различные формы головы у собак: от чрезвычайно длинной и узкой у борзых, до бульдожьей у английского и французского бульдогов и совершенно «уродливой» у леккинской породы. У свиной также встречается чрезвычайно различная форма головы: от удлиненной у породы тамворс или ландрас до короткой головы с сильно вогнутым профилем у беркширской породы. Для объяснения наследования этих особенностей выдвигалось много гипотез, однако единого мнения по этому вопросу не существует. Большинство авторов указывает, что мопсовидность наследуется как промежуточный признак (см. Бьюкенен-Смис и др., 1938).

Одно время утверждали, что у овец вогнутый профиль головы доминирует над прямым, однако имеются и другие исследования, которые указывают на сложный ход наследования. У голштино-фризской и абердин-ангусской пород некоторые признаки указывают на то, что длинная узкая форма головы молочных пород доминирует над более короткой и несколько более широкой формой мясных пород. Однако точного представления об истинном типе наследования нет (Куоли и Иоганссон, 1948).

Ф о р м а и д е ф е к т ы х в о с т а

Длина и форма хвоста положены в основу классификации овец, хотя тип наследования этих признаков почти неизвестен. Так, Джорден (1952) описывает бесхвостую породу овец, где этот признак был закреплен после 40 лет племенной работы, и считает, что он наследуется не как простой рецессивный признак, а обусловлен множественными факторами с модифицирующим действием.

В опытах по скрещиванию жирнохвостых овец, обладающих рудиментарным хвостом, с теми породами, которые имеют хвост нормальной длины (16—24 позвонка), получали потомство с широким нормальной длины хвостом. Широкий жирный хвост каракульской овцы, по-видимому, не полностью доминирует над нормальной формой: возможно, здесь участвуют две пары генов.

Различные гены, влияющие на длину и форму хвоста, известны у мышей: так, известна серия из четырех аллелей (T , t^0 , t^1 и t), вызывающая появление короткого хвоста (брахиурия) или бесхвостость (анурия), и ген, обуславливающий закрученный хвост (см. обзор Итона [1952] об аномалиях у мышей). В ряде стран описано появление одного дефекта хвоста у различных пород. Он выражается в том, что на хвосте появляются определенные искривления. Доналд (1949), исследовав число животных, имевших наследственный задаток закрученного хвоста, доказал сильно сниженную жизнеспособность при наличии этого признака. При инбридировании крупной белой породы свиней он установил, что из 52 голов, имевших закрученный хвост, только 6 дожили до половой зрелости, а 14 свиней из числа 31, не обладавших этим дефектом, но происходивших из того же помета, что и дефектные, дожили до

половой зрелости. Но и в этом случае смертность была высокой. Из 448 подопытных свиней (в том числе инбредные и неинбредные животные крупной белой, уэссекс-седдлбекской пород и их помеси) 119 обладали дефектом хвоста и только 29% дожили до зрелого возраста. Из 329 нормальных однопометных животных до зрелого возраста дожили 65%. У этих дефектных свиней были обнаружены анатомические изменения в мочеполовой системе. Так, из шести упомянутых свиней с закрученным хвостом одна была продана на убой, а все остальные (4 свинки и 1 хрячок) были бесплодными.

Среди нормальных животных, происходящих из одного помета с дефектными, довольно часто встречались случаи бесплодия. Д о н а л д не делал вывода об определенном типе наследования этого дефекта, а хотел только показать, что он наследственно обусловлен. Однако он считает возможным, с одной стороны, участие второстепенных генов («minor») с рецессивным действием, а с другой — действие главных генов («major») с неполным доминированием. Была высказана мысль, что закрученный хвост является в известной степени следствием ранних нарушений развития.

Д ж и л м о р (1950) дал обзор аномалий хвоста у крупного рогатого скота. Одна из них («wrytail») представляет собой скручивание хвоста в некоторых случаях до 45° вследствие более быстрого роста одной стороны тел хвостовых позвонков. Появление этой аномалии обусловлено одним аутосомным геном. Другая форма — «винтообразный хвост» — в известной степени идентична первой, но появляется вследствие других причин, а именно в результате срастания нескольких позвонков. Это ведет отчасти к скручиванию и отчасти к укорочению хвостовых позвонков. «Винтообразный хвост» наследуется как рецессивный аутосомный признак. По типу эта аномалия напоминает закрученный хвост у свиней (и других животных). Появление у крупного рогатого скота рудиментарного хвоста длиной в 10—15 см обусловлено, как полагают, одним рецессивным геном в двойной дозе.

Н о г и и п о с т а н о в к а н о г

В практическом животноводстве большое значение уделяют форме и постановке ног животных. Однако, несмотря на это, картину наследования этих особенностей удалось вскрыть только в небольшом числе опытов. Некоторые виды, обладая короткими ногами, не обнаруживают при этом никаких признаков «карликовости» (анконская овца). Эта форма обусловлена одним рецессивным геном.

У некоторых пород крупного рогатого скота (герефордская и шортгорнская) также встречаются особи с укороченными конечностями. Считают, что появление этого признака обусловлено аутосомным доминантным геном (Д ж и л м о р, 1950).

У многих видов домашних животных описано врожденное укорочение сухожилий пальцевого сгибателя, но относительно наследования этого признака мнения генетиков расходятся. Большинство авторов указывает на рецессивный аутосомный тип наследования.

Изучались также и другие аномалии и пороки конечностей, например: плоское копыто у лошадей, окостенение копытного хряща и различные хронические заболевания копыт, венечных костей и скакательного сустава. Но для большинства из них (если исходить из того, что они наследственно обусловлены) тип наследования неизвестен, поэтому на их описании мы не будем останавливаться.

Нормальная изменчивость длины костей определяется, по-видимому, полигенными различиями, то есть ее можно рассматривать как количественный признак. То же относится и к различиям в отношении других экстерьерных признаков.

II. Физиологические особенности

Врожденная порфирия

В 1936 г. Ф о у р и описал врожденное заболевание (порфи [рину]рию), которое он обнаружил в одном стаде шортгорнов в Южной Африке (Ф о у р и, 1939). Характерным симптомом болезни является покраснение зубов вследствие отложения порфирина в дентине. Вскоре выяснилось, что появление этого заболевания обусловлено наследственно, в связи с чем был поставлен ряд опытов в целях изучения типа его наследования. В опытах удалось установить, что болезнь вызывается простым рецессивным фактором в двойной дозе (Ф о у р и, 1934, 1939). Позднее оказалось, что врожденная порфирия вызывает также окрашивание отдельных частей скелета, что затрудняет сбыт мяса больных животных. В 1955 г. сообщалось о появлении этого заболевания в стадах шортгорнов в Дании. Датские ученые также полагали, что оно обусловлено одним рецессивным геном (И о р г е н с е н и У и т, 1955). Это предположение подтверждается еще и тем, что эта болезнь встречается также у шортгорнского скота в Англии (А м о р о з о и др., 1957). Ген, обуславливающий врожденную порфирию, установлен в одном стаде фризского скота в Южной Африке. Как уже говорилось, болезнь вызывает окрашивание зубов и костей, но никакого другого вредного воздействия, по-видимому, не оказывает. Клиническим доказательством болезни является изменение окраски зубов и значительное повышение содержания порфирина в моче и кале. В Дании врожденная порфирия описана также у свиней. Тип наследования считают доминантным, хотя точно это еще не установлено (И о р г е н с е н и У и т, 1955).

Типы гемоглобина

При анализе гемоглобина крови взрослых животных с помощью электрофореза на бумаге можно установить различные типы гемоглобина. Так, И в е н с и др. (1956) доказали у овец наличие трех компонентов, один из которых движется к аноду относительно быстро, другой — относительно медленно, а третий представляет собой, по-видимому, смесь первых двух, поскольку оказался в этом отношении промежуточным. Эти три типа обозначены буквами *A*, *B* и *AB*. В результате исследований большого числа животных и изучения их происхождения выяснилось, что различия между этими тремя типами обусловлены двумя аллелями, так как оба гомозиготных генотипа обладают гемоглобином *A* и соответственно *B*, в то время как гетерозиготы имеют гемоглобин типа *AB*. В исследованной популяции шотландской черпоголовой овцы частота генов равна для типа *A* 0,37 и для типа *B* — 0,23. Из 1933 исследованных животных 60,7% относились к типу *A*, 33,2% — к типу *AB*, а 6,1% — к типу *B*, что совпадает с величинами, вычисленными на основе расщепления известных типов частот генов.

Подобное соотношение найдено также у крупного рогатого скота, хотя обозначения различных типов гемоглобина еще не унифицированы. Из-за недостаточного количества исследованного материала нельзя было сделать никаких заключений об особенностях наследования этих типов. До настоящего времени основное внимание уделялось различиям между породами. Так, С о л с б е р и и Ш р е ф ф л е р (1957) обнаружили у голштино-фризской породы тип *A*, у гернсейской и бурой швицкой — типы *A* и *AB*, а у джерсейской — все три типа *A*, *AB* и *B*. Г р а й м с и др. (1957) нашли у гернсейской породы также три типа, обозначенные здесь буквами *A*, *F* и *A + F*, а у голштино-фризского скота — только тип *A*.

Далее, обнаружили различия в содержании калия в крови. У одного типа овец содержание калия было очень высоким (около 33 м.-экв./л), а у другого — низким (около 11 м.-экв./л). Так как содержание калия в плазме

у обоих типов одинаково, то эти различия должны быть обусловлены различным содержанием эритроцитов. На основе исследований потомства животных, концентрация калия в крови которых была известной, удалось установить, что особи с высоким содержанием калия гомозиготны по паре простых рецессивных генов, тогда как животные гомо- или гетерозиготные по доминантному гену имеют низкую концентрацию калия. Доминирование здесь, по-видимому, не полное, поскольку у гетерозиготных животных концентрация калия несколько выше (в среднем 1,7 м.-экв./л), чем у гомозиготных (И в е н с и др., 1956).

Оба описанных здесь свойства крови наследуются независимо друг от друга, хотя между типами *A*, *AB* и *B* имеются различия в содержании калия в крови. Но эти различия встречаются как у животных с низкой, так и с высокой концентрацией калия.

Подобные исследования начали проводить и на других видах животных, в частности на крупном рогатом скоте. До сих пор, однако, не выяснено, происходит ли наследование различных типов гемоглобина так же, как у овец, или по какой-либо другой схеме.

Л а к т о г л о б у л и н ы

В то время как содержание в молоке жира, белка и других веществ можно отнести к количественным признакам, некоторые качественные соотношения могут иметь простое наследование. Примером этого может служить лактоглобулин коровьего молока, встречающийся там в двух различных формах. С помощью электрофореза на бумаге можно показать, что в молоке содержится либо β_1 -, либо β_2 -лактоглобулин, или же обе эти формы вместе.

При исследованиях молока от разных коров Ашаффенбург и Друри (1957) установили, что образование β_1 - и β_2 -лактоглобулина определяется одной простой парой генов ($Lg^A - Lg^B$), причем у животных с генотипом $Lg^A Lg^A$ образуется лишь β_1 -лактоглобулин, у генотипа $Lg^B Lg^B$ — β_2 -лактоглобулин, а оба типа глобулинов образуются в молоке коров с генотипом $Lg^A Lg^B$. Результаты исследования представлены в таблице 3.

Таблица 3

Частота β -лактоглобулиновых типов у крупного рогатого скота
(По Ашаффенбургу и Друри, 1957)

| Порода | Число различных генотипов | | | Частота генов | |
|----------------------------------|---------------------------|---------------|---------------|---------------|---------|
| | $L_g^A L_g^A$ | $L_g^A L_g^B$ | $L_g^B L_g^B$ | L_g^A | L_g^B |
| Шортгорнская | 1 | 17 | 69 | 0,11 | 0,89 |
| Фризская | 13 | 44 | 30 | 0,40 | 0,60 |
| Гернсейская | 1 | 10 | 16 | 0,22 | 0,78 |
| Айрширская | 2 | 29 | 23 | 0,31 | 0,69 |
| Помеси | 4 | 12 | 7 | 0,44 | 0,56 |
| В среднем | 21 | 112 | 145 | | |
| Теоретически ожидаемое | 21,33 | 111,35 | 145,32 | 0,28 | 0,72 |

При сравнении результатов обнаружилось только одно отклонение от теоретически ожидаемого показателя, а именно у айрширской породы, где число гетерозигот оказалось больше теоретически ожидаемого. На основе сравнений мать — дочь определили возможный генотип различных быков, для чего потребовалось проанализировать схемы подбора. В этом случае результаты также совпали. У одноййцевых близнецов состав молока в отношении содержания β -лактоглобулинов был одинаковым. Если же у двух

коров-близнецов обнаруживаются различные β -лактоглобулины, они, следовательно, не могут быть однойцевыми близнецами. Связь между типами β -лактоглобулинов и содержанием казеина выразилась лишь в том, что при одинаковом содержании казеина в молоке коровы с генотипом $Lg^A Lg^A$ имеют вдвое больше β -лактоглобулина, чем $Lg^B Lg^B$, а гетерозиготы занимают промежуточное положение.

Согласно новым исследованиям Блумберга и Томбса (1958), генетические различия между коровами существуют и в отношении α -лактальбумина. Как и в отношении β -лактоглобулина здесь можно доказать наличие трех различных генотипов: $L_a^A L_a^A$, $L_a^A L_a^B$ и $L_a^B L_a^B$. В исследованиях, проводившихся на зебу, было получено следующее соотношение для α -лактальбуминовых типов:

| | α_A | α_{AB} | α_B |
|----------------------------------|------------|---------------|------------|
| Фактическое | 1 | 12 | 33 |
| Теоретически ожидаемое | 1,05 | 11,9 | 33,0 |

По-видимому, различные лактальбумины наследуются независимо от лактоглобулинов. Эти исследования служат примером генетически физиологических исследований, от которых в будущем можно ожидать интересных результатов.

ЛИТЕРАТУРА

- Amoroso F. C., Loosmore R. M., Rimington C. and Tooth B. E., Congenital porphyria in bovines: First living cases in Britain, *Nature*, 180, 230—231, 1957.
- Aschaffenburg R. and Drewry J., Genetics of β -lactoglobulins of cow's milk, *Nature*, 180, 376—378, 1957.
- Blumberg B. S. and Tombs M. P., Possible polymorphism of bovine α -lactalbumin, *Nature*, 181, 683—684, 1958.
- Buchanan Smith A. D., Robinson O. J. and Bryant D. M., The genetics of the pig, *Bibliographia Genetica*, 12, 1—160, 1938.
- Cole L. J. and Johansson I., Inheritance in crosses of Jersey and Holstein-Friesian with Aberdeen-Angus cattle, *Amer. Nat.*, 82, 145—170, 1948.
- Donald H. P., The inheritance of a tail abnormality associated with urogenital disorders in pigs, *J. Agric. Sci.*, 39, 164—173, 1949.
- Eaton O. N., Abnormalities in the mouse, *J. Hered.*, 43, 159—166, 1952.
- Emmerson M. A. and Hazel L. N., Radiographic demonstration of dwarf gene carrier beef animals, *J. Amer. Vet. Med. Ass.*, 128, 381—390, 1956.
- Evans J. V., King J. W. B., Cohen B. L., Harris H. and Warren F. L., Genetics of haemoglobin and blood potassium differences in sheep, *Nature*, 178, 849—850, 1956.
- Flade J. E., Reziproke Kreuzungen beim Pferd, *Archiv für Tierzucht*, 1, 35—59, 1958.
- Fourie P. J. J., Bovine congenital porphyria (Pink tooth) inherited as a recessive character, *Onderstepoort J. Vet. Sci. & Anim. Indust.* 13, 383—389, 1939.
- Fourie P. J. J., Genetics in the diagnosis of bovine congenital porphyria (Pink tooth), *Onderstepoort J. Vet. Sci. & Anim. Indust.* 18, 305—310, 1943.
- Ghelardoni E., Circa il comportamento ereditario di alcuni caratteri morfologici nell'incrocio capra nana \times capra nostrana, *Ann. Fac. Med. Vet. Pisa*, 8, 200—210, 1955.
- Gilmore L. O., Inherited non-lethal anatomical characters in cattle. A review, *J. Dai. Sci.*, 33, 147—165, 1950.
- Green H. S. N., A dwarf mutation in the rabbit. The constitutional influence on homozygous and heterozygous individuals, *J. Exp. Med.*, 71, 839—856, 1940.
- Gregory P. W. and Carroll F. D., Evidence for the same dwarf gene in Hereford, Aberdeen-Angus and certain other breeds of cattle, *J. Hered.*, 47, 107—111, 1956.
- Gregory P. W., Roubicek C. B., Carroll F. D., Stratton P. O. and Hilston N. W., Inheritance of bovine dwarfism and the detection of heterozygotes, *Hilgardia*, 22, 407—450, 1953.
- Grimes R. M., Duncan C. W. and Lassiter C. A., Occurrence of multiple hemoglobins in certain breeds of dairy cattle, *J. Dai. Sci.*, 40, 1338—1342, 1957.
- Hutt F. B. and Saunders L. Z., Viable genetic hypertrichosis in Guernsey cattle, *J. Hered.*, 44, 97—103, 1953.
- Höfliger, Haarkleid und Haut des Wildschweines. VII. Beitrag zur Anatomie von Sus scrofa L. und zum Domestikationsproblem, *Zeitschr. f. Anat.*, 96, 551—623, 1931.
- Ibsen H. L., Horn and scur inheritance in certain breeds of sheep, *Amer. Nat.*, 78, 506—516, 1944.

- I b s e n H. L. and C o x R. F., Inheritance of horns and scurs in sheep, *J. Hered.*, 31, 327—336, 1940.
- J o r d a n R. M., The description of the No-tail breed of sheep following forty years of breeding, *Proc., Dak. Acad. Sci.*, 31, 103—104, 1952.
- J o r g e n s e n S. K. and W i t h T. K., Congenital porphyria in swine and cattle in Denmark, *Nature*, 176, 156—158, 1955.
- M a c D o n a l d M. A., Notched ears in New Zealand dairy cattle, *J. Hered.*, 48, 244—247, 1957.
- R a e A. L., The genetics of the sheep. *Advances in Genetics* 8, 189—265, 1956.
- R o b e r t s E. and C a r r o l l W. E., The inheritance of «hairlessness» in swine, *J. Hered.*, 22, 125—132, 1931.
- S a l i s b u r y G. N. and S h r e f f l e r D. C., Hemoglobin variants in dairy cattle, *J. Dai. Sci.*, 40, 1198—1199, 1957.
- V e n g e O., Studies of the maternal influence on the birth weight in rabbits, *Acta Zool.*, 31, 1—148, 1950.
- V e n g e O., Studies of the maternal influence on the growth in rabbits, *Acta Agric. Scand.*, 3, 243—291, 1953.
- W a l t o n A. and H a m m o n d J., The maternal effects on growth and conformation in Shire horse-Sherland pony crosses, *Proc. Roy. Soc. London, Ser. B*, 125, 311—335, 1938.
- W i l l i a m s H. D. and W i l l i a m s T., The inheritance of horns and their modifications in Polled Hereford cattle, *J. Hered.*, 43, 267—272, 1952.

Н
живот
ции о
дой о
средн
попу
хоть
подс
ствн
Х а
ее
Пол
одна

изме
нию
шпт
одна
зада
улу
изм
сим
дит
при
нан
усл
не
улу
рыс
цип

пов
жа

ЧАСТЬ III

МЕТОДЫ РАЗВЕДЕНИЯ ЖИВОТНЫХ

ГЛАВА ЧЕТЫРНАДЦАТАЯ

Методы разведения и селекция

Проф. д-р И. Иоганссон

*Институт генетики домашних животных
Королевской высшей школы Швеции, Уппсала*

и проф. д-р Дж. Л. Лаш

Отдел животноводства, Государственный колледж штата Айова, США

Животноводу обычно приходится работать с целыми популяциями животных, такими, как порода, отродья, стада или линии. Признаки популяции определяются особями, из которых она состоит, тогда как признаки каждой отдельной особи определяются набором генов и условиями окружающей среды, в которых жили и живут эти особи. Особи беспрестанно исчезают, но популяция продолжает существовать, по меньшей мере до тех пор, пока хоть часть выбывших особей заменяется другими. При условии полного господства панмиксии (то есть случайного подбора родительских пар) и отсутствии селекции очень большая по численности популяция должна по закону Харди — Вейнберга находиться в равновесии (см. главу III), и ее генетический состав оставался бы из поколения в поколение неизменным. Полная панмиксия без селекции встречается на практике весьма редко, однако ее можно положить в основу сравнительных исследований в зоотехнии.

Отклонения от панмиксии обуславливаются также стремлением человека изменить генетическую структуру популяции по своим потребностям и желанию, улучшить ее. Конституцию и продуктивность животных можно улучшить путем улучшения условий окружающей среды (кормление и уход), однако это затрагивает только фенотип особей, а не их наследственные задатки¹. Простое улучшение условий окружающей среды вовсе не означает улучшения домашних животных в собственном смысле, для этого необходимо изменение генетической структуры популяции. Однако для достижения максимальной продуктивности улучшение домашних животных должно проводиться одновременно с улучшением условий окружающей среды. Эти мероприятия должны взаимно дополнять друг друга. Бывают и исключения, если, например, необходимо определенную породу животных разводить в местных условиях, которые по экономическим или каким-либо другим соображениям не могут быть улучшены в ближайшем будущем. Одной из важнейших задач улучшения домашних животных является разведение таких животных, которые хорошо оплачивают корм. В этой главе мы рассмотрим основные принципы работы по улучшению животных.

Генетическую структуру популяции можно изменить двумя способами:

1) путем изменения частот генов; при этом частота желательного гена повышается, а частота нежелательных генов уменьшается. Частота генов

¹ С этим утверждением о независимости наследственности животных от условий их жизни согласиться нельзя. — Прим. ред.

может измениться под действием селекции, миграции, мутации, а также по воле случая (в пределах маленьких популяций). Два первых фактора в значительной мере находятся во власти животновода, тогда как последние, напротив, не поддаются контролю. Однако уменьшить влияние случая (gaudom drift) можно, если по возможности шире избегать инбридинга;

2) путем изменения частот зигот, то есть соотношений между различными комбинациями генов, например AA , Aa и aa , без одновременного изменения частот генов. Это может происходить при отклонениях от принципа случайности встречи родительских пар, как это бывает при инбридинге, а также при скрещивании или подборе по фенотипическому сходству, то есть при спаривании по определенной системе.

I. Селекция и селекционный эффект

Прежде чем приступить к дальнейшему изложению, определим некоторые понятия, не упоминавшиеся в предыдущей главе. Под генетической вариацией мы понимаем всю наследственно обусловленную изменчивость, тогда как под генной вариацией — лишь те различия между особями, которые обусловлены аддитивным действием генов. Далее, мы различаем племенную и пользовательную ценность животных. Племенная ценность определяется наследственными задатками (генотипом), пользовательная ценность, напротив, фенотипом. И тем и другим понятием можно охарактеризовать какой-либо один определенный признак или особь в целом. Пользовательная ценность может изменяться под действием окружающей среды, тогда как племенная ценность, исключая возможные мутации, остается постоянной для данной особи в течение всей ее жизни. Разумеется, возможность использования показателей племенной ценности зависит от возраста и способности животного к размножению, но в этой связи этими моментами пренебрегают. В отношении племенной ценности можно различать общую племенную ценность, обусловленную аддитивным действием генов, и специальную племенную ценность, определяющуюся доминированием и взаимодействием генов. Показатели общей племенной ценности группы производителей пропорциональны среднему фенотипическим показателям их потомства, если каждый производитель спаривается с достаточной выборкой маток из данной популяции. Специальная племенная ценность производителей показывает, в какой степени они отклоняются от общей племенной ценности при спаривании с некоторыми определенными и специальными группами маток, например с группой сестер, с инбредной линией и т. д., что часто называют сочетаемостью.

Отбор, который ведется только на основе собственного фенотипа особей, называют массовым отбором. Такой отбор может дать очень хорошие результаты, если он ведется по признакам с высокой наследуемостью и большой генетической вариацией. Однако при отборе по количественным признакам с низкой наследуемостью или в том случае, когда из популяции надо удалить относительно редкие рецессивные гены, часто возникает так много ошибок, что селекция будет иметь лишь незначительный эффект. Поэтому массовый отбор дополняется другими зоотехническими мероприятиями, например оценкой качества потомства. К этим вопросам мы вернемся позднее, а сейчас рассмотрим основные принципы селекции.

Селекция (отбор) может быть осуществлена в том случае, если различные фенотипы и, следовательно, различные генотипы дают различное число потомков в последующем поколении. При отсутствии селекции каждая особь имеет одинаковые возможности к размножению, а как будут использованы эти возможности, зависит в конце концов исключительно от игры случая. В больших популяциях происходит выравнивание случайной вариации интенсивности размножения. В маленькой популяции селекция может вызвать сдвиги в частотах генов. Если размножение отдельных особей регу-

лируется человеком, то говорят об искусственном отборе. Кроме того, происходит также и естественный отбор, основывающийся на том, что некоторые особи в конкретных условиях окружающей среды оказываются менее жизнеспособными, нежели другие, и поэтому дают меньшее число потомков. Лучше всего приспособлены к окружающей среде те особи, которые по своему генному составу близки к среднему популяции. Это, во всяком случае, справедливо тогда, когда много поколений данной популяции прожило в мало менявшихся условиях внешней среды. Поэтому говорят, что «естественный отбор благоприятствует средним показателям». Это относится к общей жизнеспособности особи, которая определяется множеством признаков. Общий отбор складывается из естественного и искусственного отбора, которые могут действовать в одном или разных направлениях. Если действие естественного и искусственного отбора одинаково, но имеет противоположные направления, то оно взаимно нивелируется. Действие отбора может сказываться на любой стадии жизненного цикла, но оно наиболее эффективно в период до наступления половой зрелости или в начале репродуктивного периода.

При отборе не создаются новые гены, но при изменении частот генов изменяются и соответствующие частоты зигот. Кроме того, могут сохраняться новые случайно появившиеся мутации. Изменения в составе популяции, наступившие вследствие изменения частот генов, сохраняются также в том случае, когда после прекращения селекции естественный отбор не начинает действовать в противоположном направлении. Сдвиги частот зигот, возникающие только в результате применения определенной системы подбора родительских пар, например инбридинга, сохраняются, напротив, лишь до тех пор, пока эта система применяется. При панмиксии состав популяции возвращается к равновесию.

Селекция в пределах двух аллельных генов

Если генный локус представлен двумя аллелями A (желательный ген) с частотой q и a (нежелательный ген) с частотой $1-q$, тогда при скрещивании по принципу случайности встречи родительских пар получатся все три генотипа: AA , Aa и aa с частотами $q^2 + 2q(1-q) + 1 - 2q + q^2 = 1$. Может проявиться доминирование (частичное, полное или в известных случаях сверхдоминирование). Предположим, что соотношение между частотами размножения будет $1 : (1-hs) : (1-s)$, что означает, что интенсивность селекции против aa равна s , а против Aa — hs . При селекции на полностью доминантный тип h будет равно нулю, при промежуточном типе наследования — 0,5 и при отборе на полностью рецессивный тип — 1,0. (Чтобы сохранить в последнем случае A как желательный ген, примем AA за желательный гомозиготный тип, а Aa и aa — за фенотипически идентичные и одинаково нежелательные.) При сверхдоминировании, где гетерозигота имеет преимущество перед обеими гомозиготами, величина h будет отрицательной. Селекционный эффект (Δq), определяемый как увеличение частоты q на одно поколение, равен

$$\Delta q = s [q(1-q)] \frac{1-h-q(1-2h)}{1-s(1-q)[1-q(1-2h)]},$$

где s — разность в частоте размножения между aa и AA ; $q(1-q)$ — выражение аддитивной генетической вариации, а третий сомножитель выражает меру влияния доминирования на эффект селекции.

Среднее значение для популяции сдвигается почти пропорционально Δq , а генетическая вариация и частота гетерозигот изменяются примерно пропорционально $q(1-q)$. При увеличении q до 0,5 они возрастают, а при непрерывном увеличении q — уменьшаются. Изменение q в пределах 0,3—

0,7 оказывает относительно слабое влияние на вариацию и гомозиготность. Таким образом, под действием селекции популяция изменяется быстрее всего, если частота генов лежит в пределах 0,5, хотя на это соотношение может влиять степень доминирования, и оно может сильно измениться, если при изменении частот генов меняется интенсивность селекции (s). Действие селекции прекращается в следующих случаях:

а) когда частота q достигнет 1,0, то есть когда нежелательный ген исчез из популяции и достигнута ее гомозиготность;

б) когда нежелательный ген достигает такой низкой частоты, что число новых нежелательных аллелей, возникающих в каждом поколении путем мутации, равно числу генов, удаленных под действием селекции, то есть когда действие селекции и «мутационное давление» находятся в равновесии;

в) когда s падает до нуля, то есть селекция прекращается, или

г) когда эффект доминирования падает до нуля, как это имеет место при сверхдоминировании.

Автоматический путь, по которому селекция в свободно спаривающейся популяции сдвигает частоты генов до уровня, обеспечивающего этой популяции наилучшую приспособленность к преобладающим условиям внешней среды, можно отразить в следующей формуле:

$$\frac{q(1-q)}{2\bar{w}} \left[\frac{d\bar{w}}{dq} \right] \text{ или как } 1/2 \text{ (генетической вариации)} \left[\frac{\text{средние изменения в пользовательской ценности животных на единицу } q}{\text{средняя пользовательская ценность}} \right],$$

где \bar{w} — частота размножения (скорость воспроизведения).

Формула показывает, что селекция сдвигает частоту генов в сторону увеличения или снижения, но всегда в сторону более высоких значений \bar{w} до тех пор, пока популяция не становится полностью гомозиготной.

При отсутствии панмиксии, когда в популяции имеется меньше гетерозигот, нежели в условиях панмиксии, в результате повысившегося селекционного эффекта в выражение $\left[\frac{d\bar{w}}{dq} \right]$ должна вноситься поправка. Однако она, как правило, настолько мала, что не играет большой роли.

На рисунке 143 показано, как изменяется селекционный эффект при сдвиге скорости частоты генов q , имея в виду следующие предпосылки: 1) когда селекция ведется по доминантному гену A ; 2) при сверхдоминировании, когда селекция в направлении Aa (по отношению к AA) будет вдвое менее эффективной, чем селекция в направлении AA по отношению к aa ($h = -0,5$); 3) при промежуточном типе наследования и 4) когда рецессивный тип aa считается желательным. Предполагается, что частота мутаций (u) равна 0,03 s . Прямая OU — «мутационное давление» — показывает, с какой скоростью новые мутации изменяют частоты генов при отсутствии селекции, а высота кривых отражает селекционный эффект при известных значениях q . Расстояние между OU и кривыми показывает насколько возрастает частота q , а стрелки отмечают, при какой частоте генов «мутационное» и «селекционное давление» находятся в равновесии. Из диаграммы следует, что действие селекции наиболее эффективно при частоте генов около 0,5 и наименее эффективно, когда она приближается к 0 или 1. Если $q = 0,5$, то частота зигот при господстве панмиксии составит 0,25 $AA + 0,50 Aa$ и 0,25 aa , а число гетерозигот тогда вдвое больше числа каждого типа гомозигот, но если $q = 0,99$ и $(1-q) = 0,01$, то частота зигот будет соответственно 0,9801 $AA + 0,0198 Aa + 0,0001 aa$. В последнем случае число гетерозигот в 198 раз больше, чем число гомозигот рецессивного типа. Отсюда следует, что путем выщепления гомозигот aa может быть выявлено лишь относительно небольшое число носителей задатков (гетерозигот). Чрезвычайно трудно полностью освободить популяцию от рецессивных нежелательных генов, но их частоту можно понизить настолько, что при господстве панмиксии она

едва ли будет иметь практическое значение. Доминирование сохраняет нежелательные гены, например летальные гены, от выбраковки.

При данной степени сверхдоминирования ($h = -0,5$) величина Δq падает до 0, если частота q достигнет 0,75, и становится отрицательной, если частота q еще более возрастает. И в ту и в другую сторону от 0,75 (или 0,7, если учитывать также скорость мутации) отбор проявляет тенденцию сдвигать частоту к точке, где получается самое высокое фенотипическое среднее для популяции. Однако значение q в этой точке равновесия зависит от степени сверхдоминирования. При незначительном сверхдоминировании эта величина

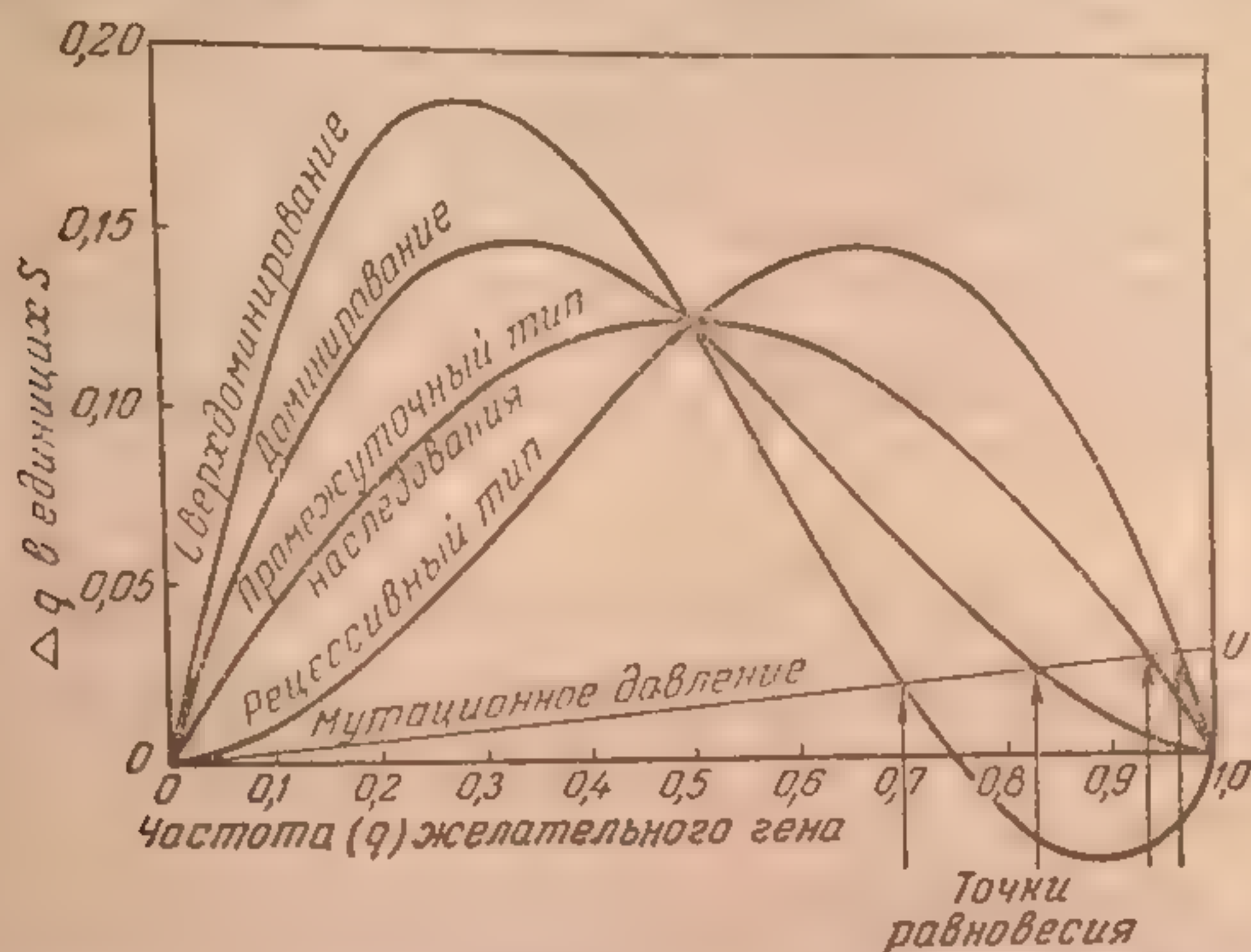


Рис. 143. Приблизительная скорость, с которой постоянный отбор (s) изменил бы частоту желательного гена, при различных начальных частотах; расчеты произведены для четырех различных соотношений доминантности (по Райту, 1931, и Лашу, 1956). Графики составлены так, как если бы знаменатель равнялся 1, хотя он фактически несколько меньше.

близка к 1, а при предельном сверхдоминировании, когда обе гомозиготы испытывают одинаково сильное торможение, q приближается к 0,5 с максимальной частотой Aa в пределах популяции. Равновесие достигается тогда, когда частота q равна $\frac{1-h}{1-2h}$. В шортгорнской породе предпочитают чалых животных (Aa) красным (AA) и белым (aa). В одной исследованной выборке частота этих генотипов равнялась $0,476 AA + 0,438 Aa + 0,086 aa$, а частота генов соответственно $0,695 A + 0,305 a$. Для поддержания таких частот должен происходить постоянный отбор чалых и выбраковка белых животных; h равно $-0,78$, что получают из уравнения $\frac{1-h}{1-2h} = 0,695$. Считается, что при этом значении q достигается равновесие и селекционный эффект прекращается, хотя селекция еще не закончилась.

Оптимальный состав популяции при различной степени сверхдоминирования (h варьирует от нуля до -2) получим из следующих частот зигот:

| $h = 0$ | $-0,25$ | $-0,50$ | $-1,0$ | $-1,5$ | $-2,0$ |
|-----------|---------|---------|--------|--------|--------|
| AA 1,00 | 0,69 | 0,56 | 0,44 | 0,39 | 0,36 |
| Aa — | 0,28 | 0,38 | 0,44 | 0,47 | 0,48 |
| aa — | 0,03 | 0,06 | 0,12 | 0,14 | 0,16 |

Селекция оказывает лишь относительно незначительное влияние на частоту гомозигот или гетерозигот в пределах популяции. Если отобранные на племя животные спариваются между собой по принципу случайности, их встречи, то частота гетерозигот у потомства будет $2(q + \Delta q)(1 - q - \Delta q)$, в отличие от таковой $2q(1 - q)$ у родителей. Изменение частоты гетерозигот

равно $2\Delta_q (1-2q-\Delta_q)$, а величина его зависит как от q , так и от Δ_q . Предположим, что q в одном случае равно 0,2, а в другом — 0,7 и что Δ_q в обоих случаях равно 0,03. Тогда в первом случае частота гетерозигот повысится с 0,32 до 0,3542, а во втором — снизится от 0,42 до 0,3942. Частота гетерозигот при меньшем отклонении q от 0,5 изменится лишь незначительно, однако она изменится быстро, если исходное значение q было значительно выше или ниже 0,5. В последнем случае отбор оказывает все же незначительный эффект (значение Δ_q низкое). Следовательно, на процент гетерозигот отбор влияет мало, хотя среднее по популяции может сдвигаться весьма значительно. Только при отклонениях от принципа случайности встречи родительских пар (инбридинг или скрещивание) можно достичь заметного сдвига частоты гетерозигот в популяции. Важнейшей функцией селекции является сдвиг среднего показателя, а не уменьшение гетерозиготности.

При одновременной селекции на несколько качественных признаков, каждый из которых наследуется по простой моногибридной схеме, эффективность селекции, как правило, снижается для каждой отдельной пары генов. В F_2 от скрещивания $AAbb$ с $aaBB$ только $\frac{1}{16}$ потомства представляет двойной рецессивный тип.

Селекция при полигенном наследовании

Если на известный признак влияет n пар генов, каждая из которых обладает одинаковым аддитивным действием, и если общая изменчивость обусловлена генетически, то показатель рассеивания σ будет равен $\sqrt{2nq(1-q)}$, умноженному на действие одного гена, а размах вариации — $\sqrt{\frac{2n}{q(1-q)}}$, умноженному на это рассеивание. Следовательно, чем больше число генов, тем меньше вероятность встречаемости крайних комбинаций в популяции. Селекционный эффект на одно поколение возрастает или падает вместе с генетическим рассеиванием и достигает своего максимального выражения, когда частоты генов лежат близко к 0,5. По мере селекции постепенно увеличивается частота желательного гена от 0,5 в направлении к 1,0. Можно ожидать, что кривая распределения пойдет все более наклонно. В тех случаях, когда имеет место доминирование и когда часть вариации обусловлена внешней средой, эффект селекции на одно поколение снижается и в то же время влияние его на рассеивание и симметрию кривой распределения ослабевает.

При увеличении n интенсивность селекции на ген снизится примерно на $\frac{1}{\sqrt{n}}$ по сравнению с тем значением, какое бы она имела, если бы отбор шел только по одному этому гену. Следовательно, изменение частот генов относительно невелико. Однако, с другой стороны, селекционный эффект может удержаться на приблизительно одинаковом уровне в течение нескольких поколений, по меньшей мере в тех случаях, когда n — достаточно большое число, как это обычно и бывает, если мы имеем дело с количественными признаками. Главное различие между простым и полигенным наследованием состоит с точки зрения практического животноводства в том, что при полигенном наследовании среднее популяции может очень сильно сдвигаться по отношению к стандартному отклонению, не изменяя при этом резко частот генов. Кроме того, селекционный эффект на одно поколение будет более выравнен, чем при моногибридном наследовании.

При полигенном наследовании можно, как правило, исходить из того, что не все гены обладают одинаково сильным действием и что одни из них влияют на соответствующий признак сильнее, а другие — слабее. Отсюда следствием является то, что популяция ведет себя так, как будто n меньше, чем действительное число генов, но больше, чем число «главных генов». Частота важнейших генов вначале обычно возрастает, но когда она приближается к 1,0, можно рассчитывать на дальнейший прогресс, повышая частоту

полигенов с незначительным эффектом. Повышение частоты каждого такого гена отнимает слишком много времени. Явно выраженное доминирование обусловлена большим числом генов, представляет собой необычное явление. Даже когда доминирование между генами встречается часто, в общем действии таких жизненно важных признаков, как, например, плодовитость, указывает на то, что сверхдоминирование все-таки играет какую-то роль, но об этом известно еще мало. Можно ожидать, что при сверхдоминировании селекционный эффект будет в первом поколении самый высокий, а затем становится генов, которые обладают одинаковым эффектом ($AA - BB = 2$ и $aa = bb = 0$) и наследуются независимо друг от друга, то максимальный показатель популяции будет равен 16, если все желательные гены окажутся у всех особей в гомозиготном состоянии. При такой степени сверхдоминирования, когда каждая гетерозиготная пара генов характеризуется, например, показателем 3 ($h = -0,5$), особи, гетерозиготные по всем восьми парам генов, получают величину 24. Путем массового отбора в желательном направлении средний показатель такой популяции сдвигается только до 18. Для получения более высоких показателей приходится применять специальные методы разведения, чтобы повысить частоту гетерозигот в популяции (например, «реципрокная повторная селекция»). Полной (100%-ной) гетерозиготности можно достигнуть лишь скрещиванием между собой особей, константно гомозиготных по всем различным парам генов.

Взаимодействие между генами различных локусов (эпистаз) проявляется по-разному, вследствие чего в одних комбинациях может проводиться селекция по одному гену, а в других — против этого же гена. Примером этому может служить довольно часто проводимая селекция на промежуточные типы против крайних типов. Средняя эффективность селекции по каждому отдельному гену может снизиться почти до нуля, несмотря на то, что определенные фенотипы могут иметь более высокую частоту размножения, чем другие.

Чтобы получить простую менделевскую схему, иллюстрирующую действие селекции по эффекту взаимодействия, предположим, что некий признак обуславливается двумя промежуточными парами генов с одинаковым и аддитивным действием, что каждый ген имеет частоту 0,5 и что промежуточный генотип, то есть тот, который имеет два плюс-гена, является наиболее желательным с точки зрения пользовательной ценности. Если отобрать на племя только особи с двумя плюс-генами ($AAbb$, $aaBB$, $AaBb$), то частота этого генотипа повысится в следующем поколении с 0,375 до 0,50, а изменчивость популяции уменьшится на 67% против исходной. В следующем поколении при том же отборе частота желательных фенотипов возрастет с 0,50 до 0,56, а изменчивость уменьшится на 56% против исходной. Однако в третьем поколении частота желательных фенотипов повысится с 0,56 до 0,57, а изменчивость снизится лишь на 2%. Таким образом, уже во втором или третьем поколении мы достигаем пределов возможности селекции. Наступает неустойчивое равновесие. Теперь селекцию необходимо вести дальше, чтобы закрепить достигнутое, в противном случае в популяции быстро произойдет возврат к исходным показателям. Это характерно для селекции при отчетливо выраженном взаимодействии генов. Действие селекции сказывается главным образом в первом и в известной степени во втором поколении, но вряд ли дольше.

В популяции, где спаривание происходит по принципу случайности встречи родительских пар с одинаковыми частотами для A и a (0,5) и для B и b , получают следующее соотношение между образовавшимися гаметами: 1 AB : 1 Ab : 1 aB : 1 ab . Если отобрать на племя животных, обладающих двумя плюс-генами, невзирая на их комбинацию, в следующем поколении соотношение гамет изменится: 1 AB : 2 Ab : 2 aB : 1 ab . Если селекцию вести

далее, то в следующем поколении это соотношение будет: $5 AB : 13 Ab : 13 aB : 5 ab$. Частоты генов не изменились, изменилась только частота комбинаций обоих неаллельных генов в зиготах. Следовательно, при таких условиях селекция ведется не по частоте генов, а по их комбинации. По этой причине после прекращения селекции популяция возвращается к исходному состоянию. Такую селекцию на нелинейный эффект взаимодействия можно образно сравнить с постройкой песчаной насыпи на берегу моря, где волны прибоя, если прекратить все работы, будут постепенно разрушать и сглаживать ее, пока не сравняют с землей.

Возможно, что некий признак для своего оптимального проявления требует высокой степени общей жизнеспособности животного, которая может быть достигнута только при взаимодействии между всеми неаллельными генами, не влияющими на данный признак непосредственно. Точно так же, если сконцентрировать у кур большое число аддитивно действующих генов высокой яйценоскости, нельзя быть уверенным в том, что этот генотип высокой яйценоскости проявится у несушки, которая в остальном не обладает выгодным сочетанием генов. Если в отношении генов жизнеспособности проявляется сверхдоминирование, то гетерозиготность в таких парах генов должна стимулировать продуктивность.

Если в результате искусственного отбора снизится общая жизнеспособность животных (плодовитость, устойчивость к заболеваниям и т. д.), то это означает, что естественный и искусственный отбор действуют в противоположных направлениях. В этом случае давление искусственного отбора может быть постепенно полностью снято под действием естественного противоположно направленного отбора и поэтому не даст положительного результата.

Взаимодействие между генотипом и окружающей средой, благоприятствующее определенному гену в одних, а его аллели — в других условиях внешней среды, снижает фенотипическую интенсивность селекции и может (в зависимости от уровня условий среды) изменять ее направление.

Доминирование приводит к некоторым искажениям в процессе селекции, и если проявляется сверхдоминирование, то селекция происходит по гену, если он имеет низкую частоту, и против этого же гена, если он имеет высокую частоту.

При отклонениях от принципа случайности встречи родительских пар эти положения в известной мере изменяются. При инбридинге отклонения вследствие доминирования имеют меньшее значение, так как число гетерозигот уменьшается и частота генов может быть сдвинута скорее под действием селекции. При скрещиваниях, напротив, число гетерозигот возрастает и селекция становится менее эффективной.

Аутосомное сцепление может влиять на эффект селекции. Если один нежелательный рецессивный ген одной хромосомы тесно сцеплен с желательным доминантным геном, то рецессивный ген будет по меньшей мере частично защищен от выбраковки. Однако, если происходит обмен генов и нежелательные гены обоих локусов теперь окажутся в одной хромосоме, тогда селекция против одного из этих генов усилит селекцию против другого гена вследствие сцепления. В популяции, где происходит свободное спаривание, кроссинговер способствует установлению равновесия между состоянием сцепления и отталкивания генов, и когда это состояние достигнуто, то благополучие популяции сохраняется за счет элиминирования нежелательных сцепленных генов.

В отношении выраженных количественных признаков, которые обуславливаются полигенно и, кроме того, более или менее подвержены модификации, нет смысла оперировать генетическими символами. Можно, однако, предполагать, что те же законы действуют и здесь. Такие признаки измеряют, как только они появляются (фенотип), например количество молока на корову за лактацию или число яиц на несушку за первый год яйцекладки. Степень несоответствия между фенотипом и генотипом в отношении количественных

признаков в известной мере определяется коэффициентом наследуемости (h^2). Отбор фенотипов, отклоняющихся в положительную сторону от средней величины, позволяет увеличить частоту генов, действующих в этом направлении, в отношении всех тех признаков, изменчивость которых хотя бы отчасти обусловлена генетически. Однако для изменения интенсивности селекции и селекционного эффекта необходимы другие меры.

Эффект селекции по количественным признакам

Эффект селекции по количественному признаку представляет собой обусловленный селекцией сдвиг генетической средней популяции от одного поколения к другому. Этот сдвиг (эффект) будет в дальнейшем обозначаться символом Δg . Величина его зависит от интенсивности селекции, измеряемой селекционным дифференциалом, и от наследуемости признака. Чтобы показать эффект селекции за единицу времени, приводят в качестве третьей переменной продолжительность промежутка между поколениями.

1. Селекционный дифференциал (i) равен разности между средними показателями популяции и средними показателями животных, используемых на племя. Если, например, средний удой по стаду составляет 4000 кг за лактационный период, а средняя продуктивность коров, потомство которых отбирается на племя, составляет 4500 кг, то селекционный дифференциал будет равен 500 кг. Очевидно, при увеличении популяции селекционный дифференциал уменьшается, если же популяция уменьшается, то i может увеличиться.

2. Наследуемость (h^2). Низкая наследуемость обуславливает уменьшение селекционного эффекта, так как при отборе животных на племя появляется больше ошибок. При наследуемости, равной нулю, селекция не дает результатов. Однако низкая наследуемость может быть по-разному компенсирована, например, путем поправки на известную изменчивость, обусловленную внешней средой, путем вычисления среднего из нескольких измерений одного признака, путем испытаний потомства и т. д. Эти вопросы будут рассматриваться более подробно в дальнейшем разделе.

3. Интервал между поколениями (J) представляет собой промежуток времени между рождением родителей и потомков. В таблице 1

Таблица 1

Интервал между поколениями (годы)

| | Шведские породы (Йоганссон, 1949) | | | По Лашу [56] | | |
|-------------------------|--------------------------------------|------------------|-----------|--------------|--|------------------|
| | Потомство | | В среднем | Интервал | Потомство, которое надо вырастить для сохранения численности популяции при естественном спаривании, % | |
| | отцов- ское | материн- ское | | | женские особи | мужские особи |
| Лошади | 9,5 | 8,9 | 9,3 | 10—13 | 30—45 | 2—4 |
| Молочный скот | 4,6 | 6,0 | 5,3 | 4—4,5 | 50—65 | 2—4 |
| Овцы | 3,6 | 4,3 | 3,9 | 4—4,5 | 45—55 | 2—4 |
| Свиньи | 2,4 | 3,0 | 2,7 | 2,5 | 10—15 | 1—2 |
| Куры | — | — | — | 1,5 | 10—15 | 0,5—2 |

приведены средние интервалы для некоторых важнейших видов домашних животных. Данные о шведских породах относятся к животным, занесенным в племенные книги. Они показывают, что у крупного рогатого скота, овец и свиней интервал между рождением матери и потомка несколько больше, чем между рождением отца и потомка. Так как мужские особи дают в общем гораздо больше потомков, чем женские, то для использования на племя требуется значительно меньший процент всего количества родившихся мужских особей, и селекционный дифференциал для них может быть гораздо больше, чем для женских. Чтобы сохранить стабильность молочного стада, требуется вырастить по меньшей мере половину женского потомства, поэтому селекционный дифференциал для коров относительно низок.

Эффект селекции на одно поколение, обусловленный аддитивным действием генов, можно вычислить следующим образом: $\Delta_g = h^2 i$. Чтобы вычислить эффект за год (Δ_{gJ}), это выражение надо разделить на интервал между поколениями, то есть $\frac{h^2 i}{J}$. Чем выше наследуемость и селекционный дифференциал, тем больше селекционный эффект на поколение. Δ_{gJ} уменьшается, однако, при возрастании J . Чтобы получить более высокий эффект селекции за год для признаков с высокой наследуемостью, надо положить в основу отбора собственный фенотип особей и проводить этот отбор в возможно раннем возрасте животного, а не откладывать его на более позднее время, с тем чтобы учесть и качество потомства.

Селекция по количественному признаку может быть осуществлена двумя путями: в первом случае кривая распределения срезается в известной точке (рис. 144, А), во втором случае распределение селекционируемой группы приближается к нормальной кривой (рис. 144, Б).

1. **Смещенное распределение** может получиться, например, в том случае, если на племя используются только животные с известной минимальной продуктивностью. На рисунке 144 показана изменчивость удоев за первую лактацию (250 дней) у 2234 коров красной датской молочной породы. Средний уровень продуктивности всей популяции равен 3650 кг, а коровы, превосходящие этот уровень, дали в среднем по 4240 кг молока. Если на племя отобрать только этих последних, то селекционный дифференциал составит 590 кг молока. Если наследуемость равна 0,3, а использованные быки соответствуют средней популяции, можно ожидать, что при неизменных условиях окружающей среды удои дочерей будут на $590 \times 0,15 = 89$ кг больше, то есть 3739 кг.

Селекционный дифференциал может выражаться и в единицах квадратического отклонения σ . Это дает два преимущества: а) можно непосредственно сравнивать интенсивность селекции в различных популяциях и по различным признакам, например по удою, содержанию жира и живому весу, и б) им легко оперировать, преобразуя его то в показатель использованных на племя животных, то наоборот. Значение селекционного дифференциала, выраженное в единицах σ (i), можно получить из таблиц ординат и площадей нормальной кривой $\bar{i} = \frac{z}{v}$, где z означает ординату, которая отсекает от нормальной кривой отобранную на племя группу, а v показывает, каков удельный вес этой группы во всей популяции (рис. 144). Среднее отобранной на племя группы составит $\bar{x} + \frac{z}{v} \sigma$. Так как $\frac{z}{v}$ для мужских и женских особей различно, то эффективный селекционный дифференциал равен среднему обоим селекционным дифференциалам. На рисунке 144 $\sigma = 735$ кг молока; при среднем (\bar{x}) высота ординаты z будет равна 0,3989, а $v = 0,50$. Тогда селекционный дифференциал в единицах дисперсии составит $\bar{i} = 0,798$.

2. В селекции обычно не бывает таких крайних отклонений, как мы показали на рисунке 144, А. Как правило, в расчет принимается одновременно несколько признаков и при этом определяются (субъективно или путем вычисления своего рода селекционного индекса) их значение и взаимосвязь.

В этом случае
даты по табл.
рис. 144. Б
правильно
дифференци
эффекта и
внешний
справедли
Больше
от норм

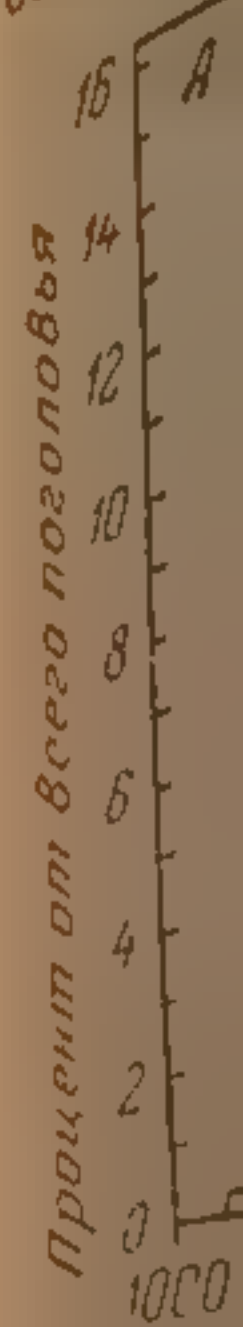


Рис. 144

А — на
селекцион
признака

наприм
стоя у
При с
жать с
П

дого
прим
по с
по с
ное з
мож
селе

для

име
селе
оди
ци
диф

зов
исп
ко
ту
пр
Од

В этом случае кривая распределения селекционируемой группы будет выглядеть не так, как показано на рисунке 144, А, а будет более или менее пологой (рис. 144, Б). Средний показатель селекционируемой группы сдвигается по направлению к среднему показателю популяции, что уменьшает селекционный эффект и селекционного дифференциала. Однако те же соображения о соотношении между селекционным эффектом и селекционным дифференциалом справедливы в обоих случаях.

Большее или меньшее отклонение кривой распределения всей популяции от нормальной кривой — явление отнюдь не необычное. Это характерно,

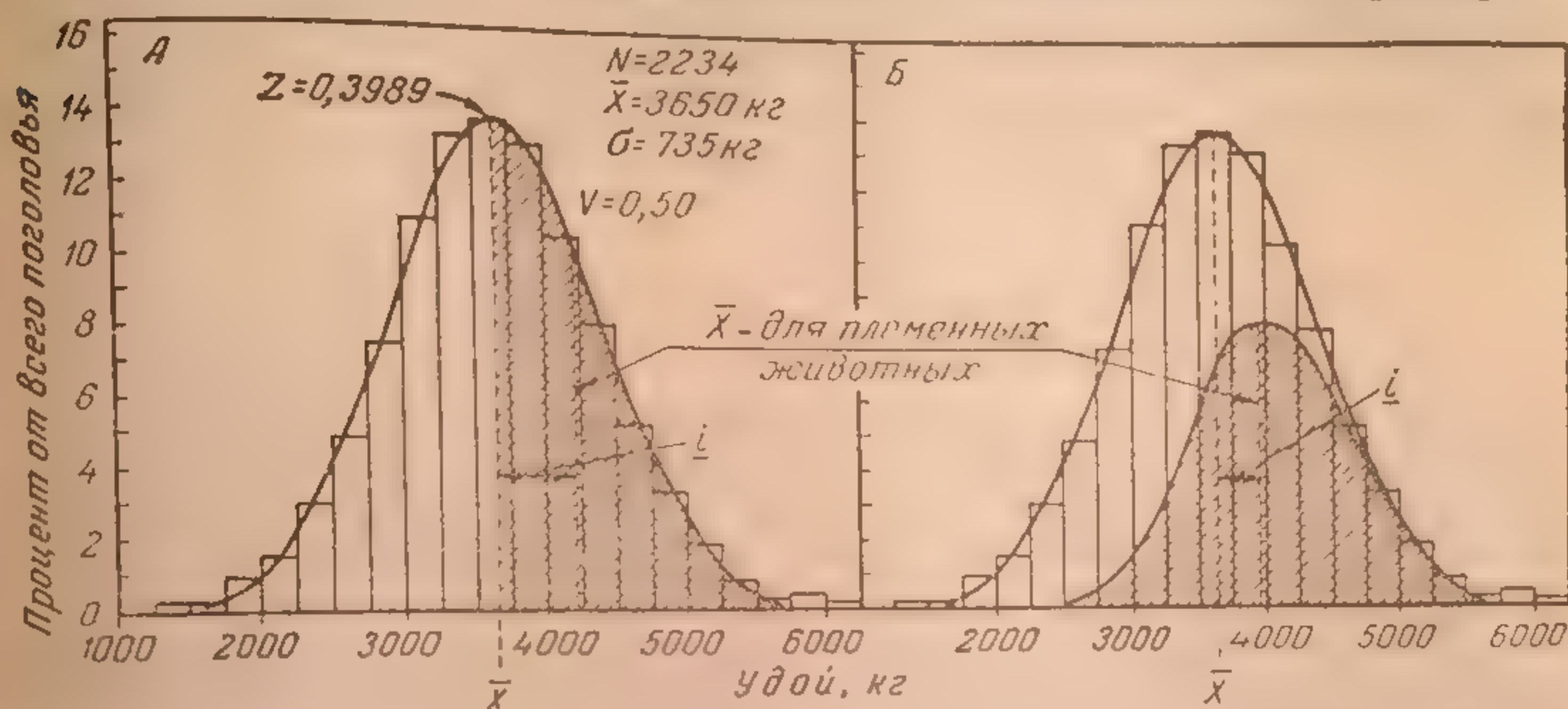


Рис. 144. Отбор по количественному признаку, в данном случае по надою коров за лактацию:

А — на племя используются все коровы, находящиеся выше средней по популяции (\bar{x}), и тогда селекционный дифференциал (i) равен 590 кг молока; Б — выбранная на племя по нескольким признакам группа коров (50% всего поголовья) представлена по удою несколько иной, смещенной, кривой распределения. Интенсивность селекции здесь только 300 кг молока.

например, для продолжительности периодов между отелами и периодов сухостоя у молочных коров, где кривая распределения отчетливо отклоняется. При сильном отклонении лучше непосредственно определять i и v , а не выражать селекционный дифференциал в единицах σ .

При одновременной селекции на несколько признаков можно для каждого из них либо установить известный минимум, либо противопоставить преимущества одного признака недостаткам другого; для этого их оценивают по специальной пунктирной шкале или вычисляют селекционный индекс по современным методам (Хейзел, 1943). Если n признакам придается равное значение и все они варьируют независимо друг от друга, то каждый из них можно оценить по той же пунктирной шкале, результат суммировать и вести селекцию на основе суммарной оценки. Тогда селекционный дифференциал для каждого из этих признаков составит $\frac{1}{\sqrt{n}}$ от той величины, которую он бы

имел, если бы селекция велась только по одному этому признаку, то есть при селекции на четыре признака он будет вдвое меньше, чем при селекции на один. Если же для каждого признака установить новый минимум и для селекции на каждый из них использовать часть популяции v , то селекционный дифференциал для всех них будет такой, как если бы для селекции использовалась часть популяции $\sqrt{n} \cdot v$. Если 40% коров одного стада предполагают использовать для получения от них потомства и при этом придается одинаковое значение молочности, жирномолочности, живому весу и типу конституции, то селекционный дифференциал для каждого из этих признаков будет примерно таким, как если бы на племя использовалось около 80% животных. Однако фактическая величина зависит от того, насколько тесно эти признаки

коррелируют друг с другом. Молочность положительно коррелирует с живым весом и отрицательно — с жирномолочностью. Вследствие этого селекция на молочность и живой вес будет более успешной, чем указано выше, если оба этих признака учитываются вместе. В то же время при одновременной селекции на молочность и жирномолочность будет наблюдаться обратное. Однако этот метод селекции несколько менее эффективен, чем селекция на основе хорошо продуманной пунктирной оценки или селекционного индекса. К вопросу создания селекционного индекса с учетом корреляции между различными признаками мы еще вернемся позднее.

На основе приведенных соображений можно сделать вывод, что не следует без нужды распылять селекционное давление, распределяя его на большее количество признаков, чем это экономически необходимо. Такое распыление имеет место в тех случаях, когда в расчет принимаются масть и отметины, а также не особо важные детали экстерьера.

Селекция на устойчивость к заболеваниям и другие «пороговые признаки»

Есть такие полигенные признаки, которые не обнаруживают непрерывной изменчивости, характерной для количественного наследования, но по этим признакам особей можно разделить на четко отграниченные классы. Так, овцематок по величине помета при первом окоте можно разделить на одноплодных и многоплодных. Коров также можно разделить на две группы: таких, которые когда-либо приносили двойню, и тех, которые никогда не имели двоен. У многоплодных животных, например свиней, которые обычно приносят нескольких поросят в помете, величина помета варьирует не непрерывно. Но если учесть среднюю величину помета тех маток, у которых было несколько опоросов, то изменчивость окажется почти непрерывной.

Рождение двоен у овцематки зависит в значительной мере от ее генетической конституции, но еще больше от возраста и различных внешних влияний. Если речь идет о какой-то определенной группе овцематок одного возраста, содержащихся в одинаковых условиях, можно представить себе все это так, что для получения двойневого или многоплодного окота генетическое предрасположение к многоплодию должно перейти известную **пороговую величину**. То же соображение можно принимать в расчет в отношении устойчивости к заболеваниям среди особей в пределах одной популяции. Прямое измерение степени устойчивости к заболеваниям чрезвычайно затруднительно и в отношении многих болезней просто невозможно.

Если взять в качестве примера лейкоз кур, то представление об устойчивости к этому заболеванию можно получить путем регистрации числа кур, погибших от лейкоза. Наблюдающаяся при этом изменчивость альтернативна, особь или погибает, или выживает, и распределение носит биномиальный характер. Мы полагаем, однако, что фенотипическая устойчивость к лейкозу является признаком, подверженным непрерывной изменчивости и характеризующимся нормальным распределением. Для того чтобы животное не погибло от лейкоза, этот признак должен достичь известной пороговой величины. Если принять, что фенотипическое распределение кур по резистентности выражается кривой R (рис. 145, А), то средняя величина R для части v , которая выживает, равна $\frac{z}{v}$, а для части, которая погибает, $\frac{z}{1-v}$, и в первом случае будет выше, а во втором ниже средней по популяции. Разница между средними показателями R у животных, которые выживают и которые погибают от лейкоза, составит $\frac{z}{v(1-v)}$. Наблюдаемая дисперсия $v(1-v)$ при перенесении на шкалу R будет $\frac{z^2}{v(1-v)}$. Если изобразить регрессию v на R , получится кривая наподобие той, какая изображена на рисунке 145, Б. Селек-

и снизится изменчивость вокруг среднего. Спрашивается, однако, как это повлияет на следующее поколение. Если отбирать только женских особей, то среднее в следующем поколении сдвинется на $0,5 h^2 i$; однако вариация изменится лишь незначительно, что обусловлено отчасти менделирующим расщеплением, а отчасти тем, что на долю изменчивости, обусловленную окружающей средой, селекция не оказывает никакого влияния.

Л а ш [57] приводит данные, показывающие уменьшение изменчивости от родителей к потомкам при различных показателях наследуемости и интенсивности селекции. Изменчивость (рассеивание) родителей было принято за единицу, а рассеивание потомства выражается в процентах к первому.

| Наследуемость | 1,0 | 0,5 | 0,3 |
|--|---|-----|-----|
| Часть популяции, используемая на племя | Рассеивание потомства по отношению к родителям, % | | |
| 0,5 | 83 | 96 | 98 |
| 0,1 | 76 | 95 | 98 |

Обусловленное селекцией сужение изменчивости быстро уменьшается со снижением наследуемости. При коэффициенте наследуемости 0,5 и ниже рассеивание уменьшается лишь незначительно. Это справедливо, если большая часть генетической изменчивости обусловлена аддитивно. При сложном эффекте взаимодействия и сверхдоминировании нельзя предсказать наверняка, какое действие окажет селекция на рассеивание.

Если бы не было связи между частотой генов и их действием, то в отношении количественных признаков можно было бы ожидать, во-первых, что при селекции в двух противоположных направлениях эффект ее должен быть примерно одинаковым (например, селекция на крупных или мелких животных) и, во-вторых, что среднее популяции будет сдвигаться при относительно большом числе поколений в направлении отбора, а селекционный эффект будет постепенно падать и, наконец, прекратится совсем. Это было бы верно, если бы исходная частота генов лежала около 0,5. Если желательные гены вначале очень редки, следует ожидать постепенного увеличения эффективности селекции при промежуточных частотах генов. Однако исследования показали, что разные количественные признаки в этом отношении могут вести себя по-разному. В общем среднее популяции можно сдвинуть далеко за первоначальные границы, потому что в известный момент отнюдь не все возможные комбинации генов оказываются реализованными в популяции. Процесс рекомбинации может замедлиться вследствие сцепления между желательными и нежелательными генами. Однако, как только будет достигнута желательная комбинация, сцепление будет оказывать стабилизирующее действие в отношении этой комбинации и будет в этом смысле способствовать дальнейшему прогрессу. Вряд ли возможно на основе коэффициентов наследуемости теоретически вычислить эффект селекции на более длительное время, чем на несколько последующих поколений, поскольку неизвестно, как реагирует данный признак на непрерывную селекцию. Для выяснения этого вопроса были проведены довольно обширные исследования на лабораторных животных.

Длительные опыты по селекции таких количественных признаков, как число абдоминальных щетинок, длина крыльев и длина грудной клетки, проводились на популяциях дрозофилы. При этом было установлено, что действие селекции постепенно прекращается, несмотря на то что в популяции еще остается значительная генетическая изменчивость. Робертсон (1955) примерно в течение 30 поколений вел селекцию на укорочение и удлинение грудной клетки в различных популяциях дрозофилы. При селекции на длинную грудь селекционный эффект во всех сериях опытов был значитель-

но ниже и прекращался раньше, чем при селекции на короткую грудь. Иными словами, эффект был явно асимметричным. И в том и другом случае это было при селекции на короткую грудь. Генные комбинации, способствующие развитию нормальных размеров мухи, проявляли тенденцию к эпистазу по отношению к генам короткой груди. В гомозиготных линиях изменчивость, обусловленная окружающей средой, обнаружила тенденцию к максимуму и при скрещиваниях между такими линиями — к минимуму.

Фалкнер (1955) вел селекцию в различных популяциях мышей в плюс- и минус-вариантах на живой вес в 6-недельном возрасте, молочность матерей и величину помета при рождении. Его исследования дали очень интересные результаты, на чем мы вкратце остановимся.

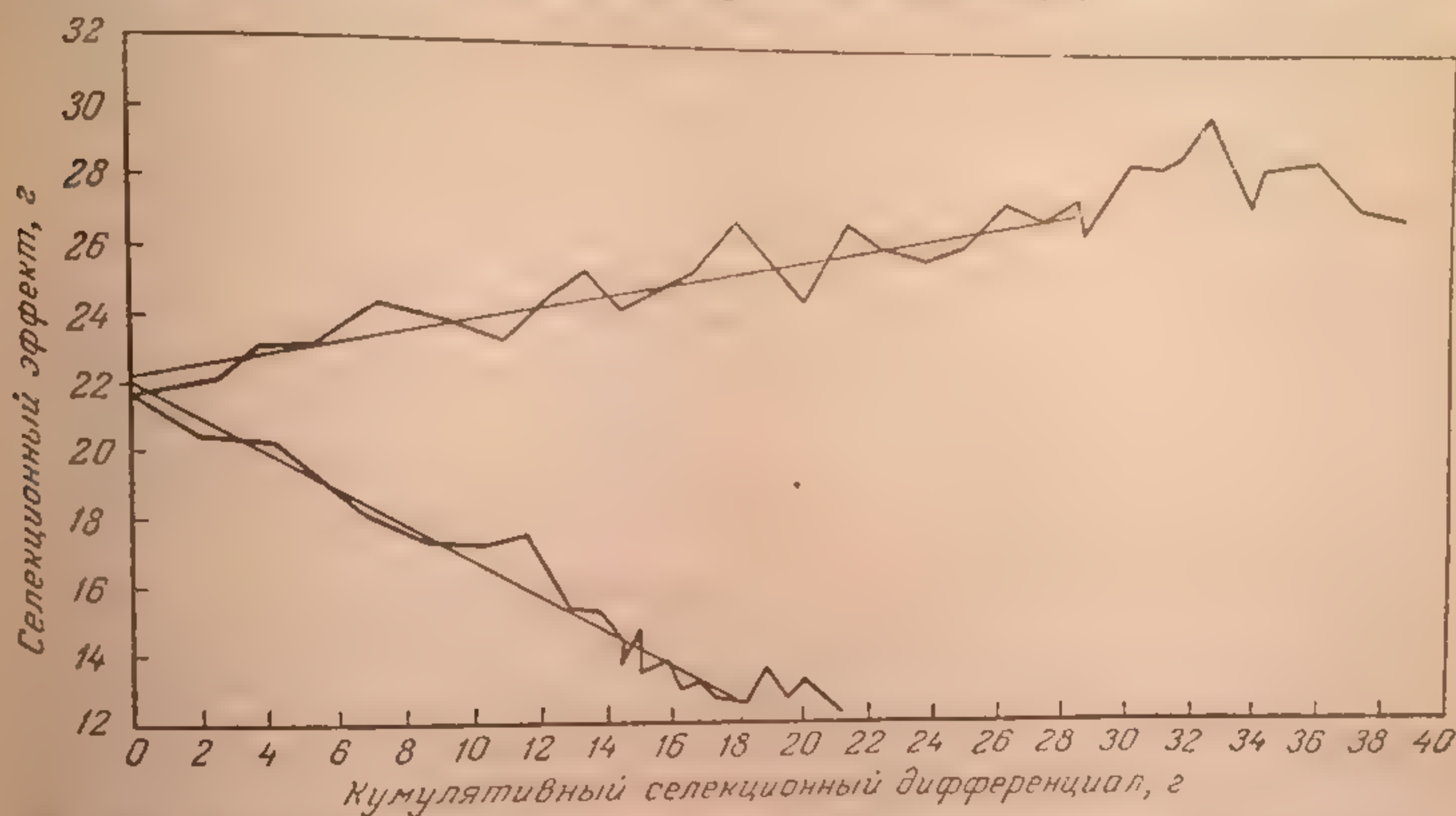


Рис. 146. Селекционный эффект (y) в зависимости от аккумулятивного селекционного дифференциала (x) при селекции двух линий одной и той же популяции мышей, из которых одна в возрасте 6 недель селекционируется на высокий, а другая — на низкий живой вес (по Фалкнеру, 1955).

Исходный материал для первого из названных опытов был получен от скрещивания между собой четырех сильно инбридированных линий. В течение 30 поколений (до 1955 г.) велась селекция на больший и в течение 24 поколений — на меньший живой вес. Рисунок 146 изображает селекционный эффект по отношению к аккумулятивному селекционному дифференциалу; расположение выравненных линий показывает непосредственно «реализованную наследуемость». И здесь эффект селекции явно асимметричен, что выразилось в том, что отбор по низкому живому весу был почти в три раза эффективнее, чем по высокому. Примерно в 22-м или 17-м поколении, после того как средний вес в крупной линии стабилизировался на 28, а в мелкой — на 13 г, селекционный эффект обнаруживает тенденцию к исчезновению. Разница в среднем весе между линиями составила здесь 15 г, или 8 фенотипических стандартных отклонений исходной популяции (1,8 г). Следовательно, обе линии настолько удалились друг от друга, что вариационные кривые едва ли смогут совпасть на каком-либо отрезке.

При рассмотрении рисунка 146 может создаться впечатление, что селекционный эффект до своего прекращения был в каждом поколении примерно одинаков. Когда он прекратился, фенотипическая изменчивость, измеряемая коэффициентом вариации, была в крупной линии такой же, как в исходной популяции, а в мелкой — вдвое больше. Фактическое рассеивание в этой популяции, а в мелкой — вдвое больше. Если вычислить наследуемость живого веса, разделив эффект селекции на селекционный дифференциал, то для крупной

линии h^2 составит $0,175 \pm 0,016$, а для мелкой — $0,518 \pm 0,023$. Более глубокое исследование показало, что асимметрия была обусловлена тем, что снижение живого веса матери в мелкорослой линии способствовало усилению селекционного эффекта, в то время как в крупной линии этого не происходило. Привес в возрасте 3—6-и недель указывал на симметричный эффект селекции.

В обеих линиях отмечалось возрастание как частоты покрытий без оплодотворения, так и постнатальной смертности; в мелкорослой линии уменьшились также величина пометов и молочность матерей. Фалконе считает, что пониженная жизнеспособность, в особенности у мелкорослой линии, обусловлена тем, что селекцией было нарушено «генетическое равновесие» популяций.

В другом опыте изучалась молочность матерей, измеряемая весом одного помета в возрасте 12 дней. Пометы по возможности уравнивались по 8 детенышей. Последний отчет (Фалконе, 1955) был получен тогда, когда исследования закончились на 11 поколениях. Селекция на большой вес помета в 12-дневном возрасте дала лишь незначительный результат, тогда как селекция на малый вес была вначале очень эффективной, но через 6—7 поколений действие ее прекратилось. В первых поколениях наследуемость у линии с низким весом, вычисленная по селекционному эффекту и селекционному дифференциалу, составила 0,84, а в линии с большим весом — только 0,14. По прекращении селекции обе линии проявили отчетливую тенденцию к возврату к среднему исходной популяции, и это происходило примерно вдвое медленнее, чем при искусственном отборе. Следовательно, здесь естественный отбор оказывал отчетливое действие.

В третьем опыте в течение 10 поколений велся отбор на большие и малые пометы. Здесь был получен неожиданный результат: эффект селекции в течение двух первых поколений шел в направлении, противоположном селекционному дифференциалу. Однако затем линии дивергировали в направлении селекции при наследуемости 0,17 или, если собственный вес матерей поддерживали постоянным, 0,10, что примерно совпадает с результатами исследований изменчивости величины помета у других многоплодных млекопитающих.

В этой связи следует упомянуть и опыт по селекции свиней, проведенный Крайдером с соотр. (1946) на сельскохозяйственной экспериментальной станции в Урбане (штат Иллинойс). Опыт начался в 1939 г. с покупки 40 хряков и примерно такого же количества свинок гемпширской породы из различных стад. Поросят выращивали до 180 дней, а затем отбирали по 5 хряков и 15 свинок с самым высоким и такое же число животных с самым низким привесом. Обе эти группы были исходным материалом для двух линий, которые с этого момента разводились «в себе». В одной линии последовательно велась селекция на высокий, а в другой — на низкий привес. В каждом поколении использовали на племя 5 хряков, по одному из помета, и подбирали к ним по возможности неродственных маток. В скороспелой линии животные раньше достигали половой зрелости, чем в позднеспелой, и смена поколений происходила поэтому быстрее. На вес свиней при рождении селекция не оказывала почти никакого влияния, но влияние ее сказывалось на весе при отъеме, а в возрасте 180 дней разница между линиями была очень заметной.

Несмотря на то что подопытных животных отбирали не по типу, а только по весу, происходило все же отчетливое изменение типа. В позднеспелой линии животные были более высоконогими, имели более длинную голову и шею, чем в скороспелой, и по типу телосложения напоминали дику свинью.

Рисунок 147 демонстрирует влияние селекции на живой вес в возрасте 180 дней. На вес подопытных животных обеих линий явно влияли одни и те же условия внешней среды, так как средний живой вес каждой линии обнаруживал одни и те же отклонения из поколения в поколение. Различия между линиями постепенно увеличивались, тогда как селекционный эффект, как

и в опыте Фалкнера на мышах, был в линии, отбираемой по низкому живому весу, больше, чем в линии с большим весом. Бейрду с сотр. (1952) удалось показать различия в продукции гормонов роста гипофиза между двумя линиями свиней. У быстрорастущей линии количество гормона роста на единицу живого веса увеличивалось в период роста от 56-го до 115-го дня, а затем уменьшилось. В линии с медленным ростом содержание гормона было низким и удерживалось на таком уровне в период роста от 75-го до 154-го дня, после чего также снижалось. Эти данные очень хорошо согласуются с кривыми привеса обеих линий.

Кроме того, ставились опыты по селекции с целью изменить определенный полигенно обусловленный морфологический признак. Лернер (1957 [53]) в течение 19 поколений селекционировал линию белых леггорнов на длинноногость (рис. 148). В течение первых 10—12 поколений средняя длина ног увеличилась с 9,69 до 11,1 см. Этим был достигнут стабильный уровень, и дальнейшая селекция была неэффективной. Прекращение действия селекции было обусловлено не тем, что генетическая изменчивость оказалась исчерпанной;

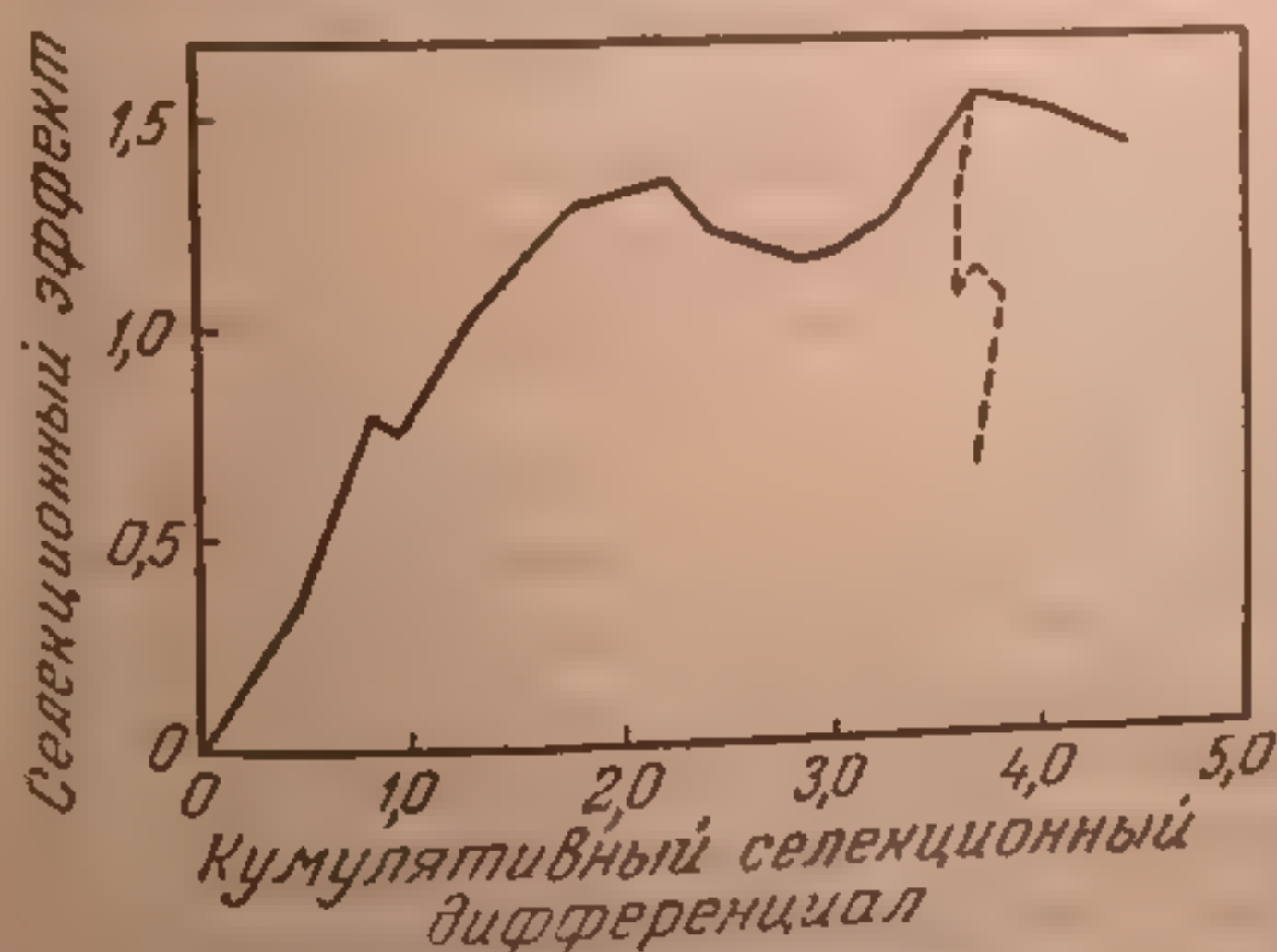


Рис. 148. Селекционный эффект (y) в зависимости от аккумулярованного селекционного дифференциала (x) при селекции на более длинные ноги в пределах одной популяции леггорнов. Пунктирная линия показывает тенденцию отсеlectionированной популяции к среднему показателю контрольной группы после прекращения селекции ($i = 0$) (по Лернеру, 1957).

равновесия с нормальными жизненными функциями. В последней части опыта наблюдалась отчетливая отрицательная корреляция между длиной ног родителей и числом потомков.

На рисунке 149 показано, как кривая изменчивости популяции в ходе селекции все сильнее сдвигается вправо по сравнению с контрольной группой.

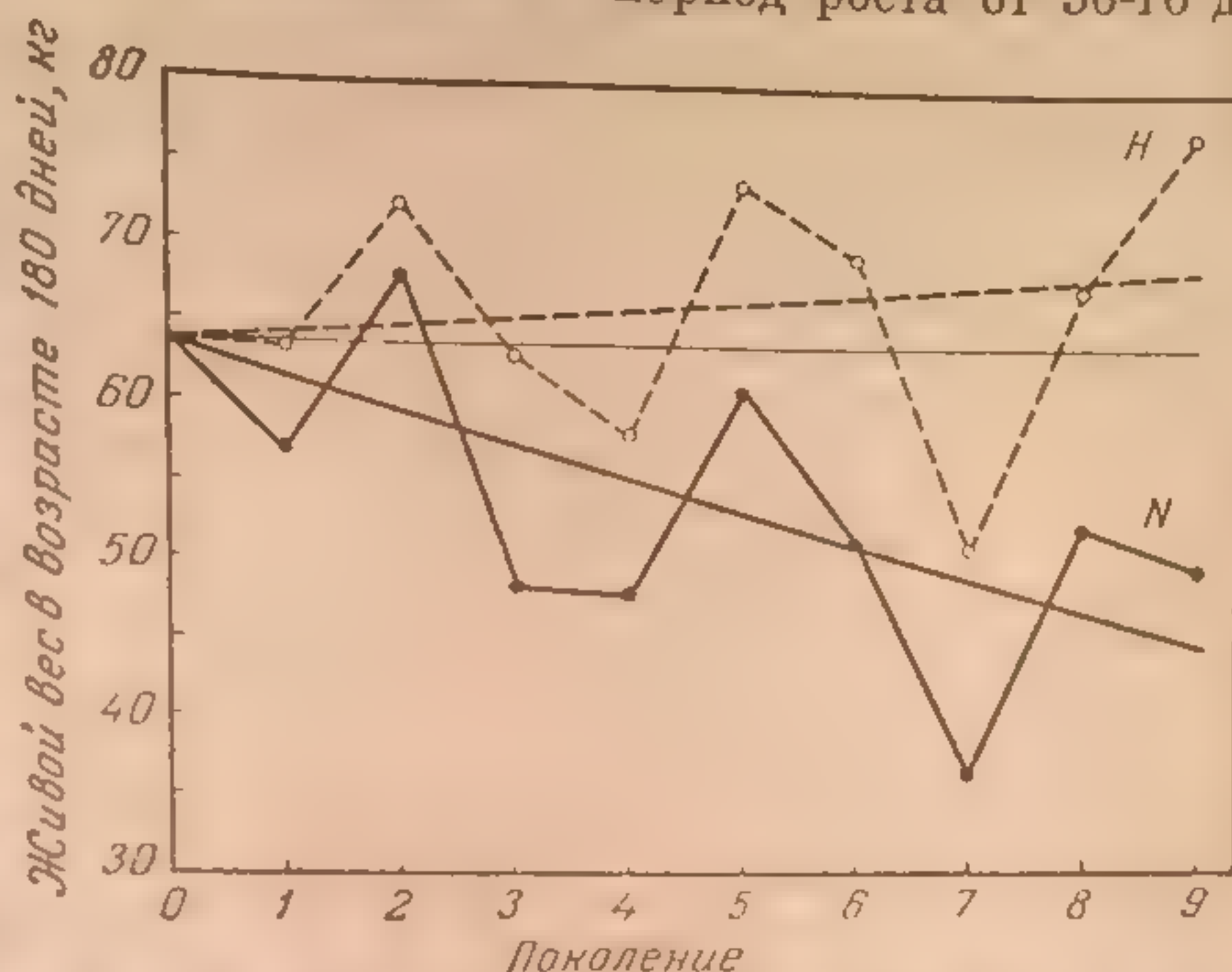


Рис. 147. Результаты селекционного опыта с гемпширской породой свиней. Одну линию отбирали по высокому (H), а другую — по низкому (N) живому весу в возрасте 180 дней. Горизонтальной линией показан средний живой вес исходной популяции (по Бейрду с сотр., 1952).

напротив, после внесения поправки на действие инбридинга оказалось, что наследуемость длины ног в ходе селекции увеличилась. За показатель жизнеспособности было принято число половозрелых потомков на одну несущую, и этот показатель непрерывно уменьшался. После 12 поколений селекция в одной части популяции была прекращена и при этом обнаружилось, что в последующих поколениях длина ног уменьшилась и одновременно с этим увеличилась плодовитость. Односторонняя селекция по одному морфологическому признаку (длина ног) нарушила, по-видимому, равновесие популяции в отношении взаимодействия между различными генами и взаимодействия между гено-типом и окружающей средой. По прекращении селекции в популяции обнаружилась тенденция к возврату

В девятом поколении большая часть особей селекционируемой линии лежит за пределами колебаний контрольной группы. В этом поколении появилась одна особь с длиной ног 12,3 см.

В том же стаде (Калифорнийский университет) Л е р н е р [53] вел в течение многих лет селекцию на высокую яйценоскость («индекс продуктивности»). За последние годы селекционный эффект мог несколько снизиться, однако никаких неблагоприятных воздействий не наблюдалось. Объясняется это предположением, что селекция на большую яйценоскость является одновременно селекцией на большую жизнеспособность и что поэтому она не действует в направлении, противоположном естественному отбору, что нередко наблюдается при селекции по другим признакам.

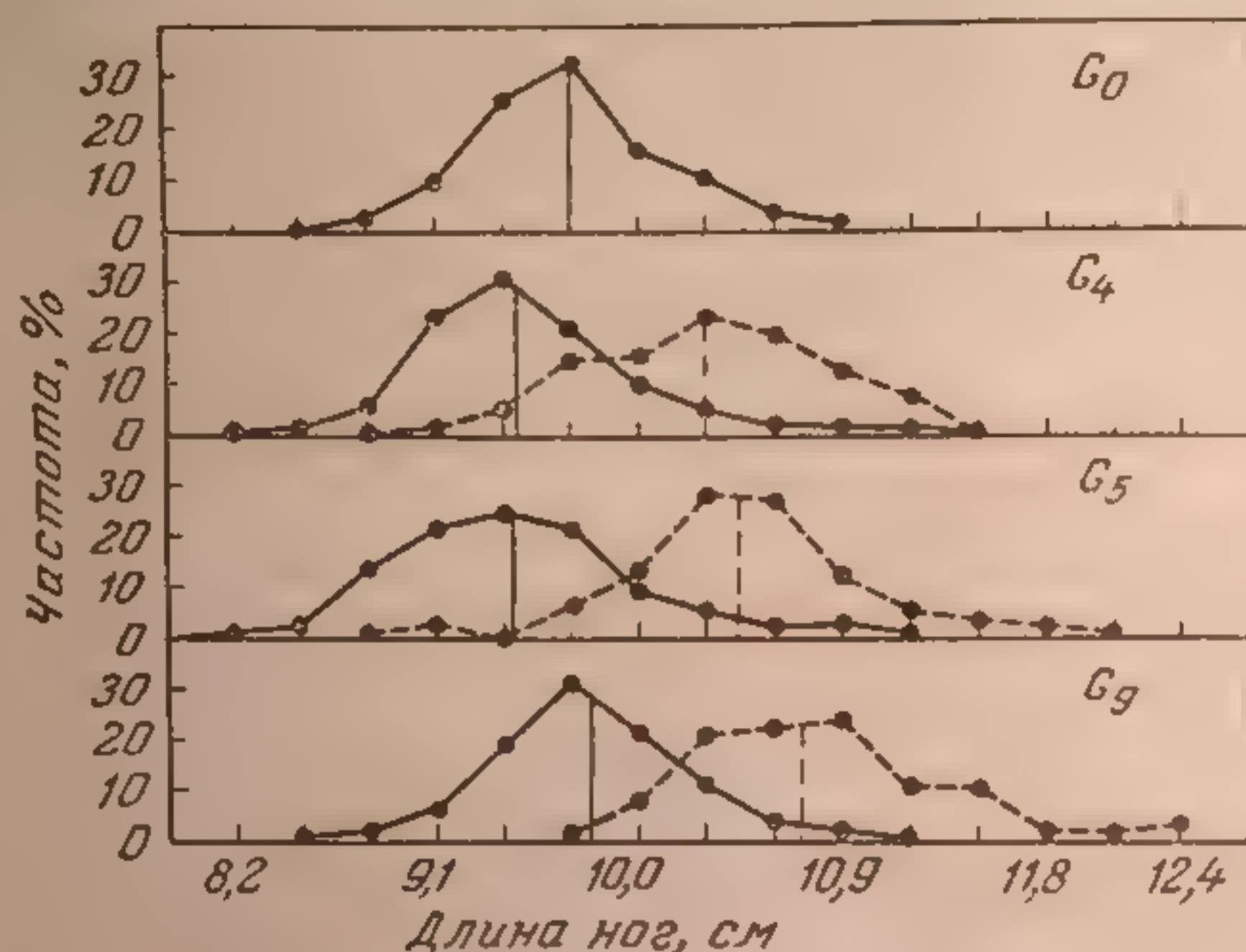


Рис. 149. Вариационные кривые длины ног в пределах одной селекционируемой линии и одной контрольной группы леггорнов. G_0 — исходная популяция. Прямая линия показывает кривую вариации контрольной группы, а пунктирная — кривую вариации у селекционируемой линии в четвертом, пятом и девятом поколениях (по Лернеру [52]).

менению взаимодействия между локусами, а также между генотипом и окружающей средой, в следствии этого нередко бывает пониженная жизнеспособность особей. В этих случаях действие искусственного и естественного отбора будет прямо противоположным и наступит «селекционная депрессия», проявляющаяся подобно инбридинг-депрессии.

Из описанных опытов следует, что реакция различных признаков одного и того же вида и породы на известное селекционное давление может быть разной и что эффект селекции нередко асимметричен, то есть при одном направлении селекции он проявляется ярче, нежели при другом. Селекционный эффект для ближайших поколений может быть довольно точно определен на основе коэффициентов наследуемости, однако, каким он будет через 5, 10 или 15 поколений, нельзя предугадать. Теоретические вычисления здесь нередко не оправдываются. Результаты опытов по селекции вновь напоминают нам о том, что для выяснения биологических взаимосвязей дедуктивные методы недостаточны и их надо дополнять экспериментальными исследованиями.

II. Миграция, мутация и игра случая

М и г р а ц и я

Миграция может происходить в форме эмиграции или иммиграции. Если эмиграция происходит случайно, она не оказывает влияния на генетический состав исходной популяции, а только численно уменьшает ее. В маленьких популяциях это может привести к последствиям, о которых будет сказано ниже.

Для больших популяций умеренное уменьшение их не играет роли. Нередко, однако, эмиграция носит избирательный характер; например, при продаже племенных животных из лучших стад высокие цены вынуждают продавать лучших животных. Действие избирательной эмиграции аналогично селекционному эффекту.

Если племенных животных из одной популяции переводят в другую, то есть происходит иммиграция, то действие ее зависит отчасти от того, насколько данные животные отличаются от той популяции, которой они акклиматизируются и отчасти также от того, в какой мере и каким образом эти животные распределяются по популяции. К р о н а х е р [48] проводит различие между поглотительным и вводящим (или облагораживающим) скрещиванием. Первое сводится к получению помесей от двух пород и последующему их скрещиванию с улучшающей породой, тогда как последнее означает ограниченное использование улучшающего материала в скрещивании с другой породой или линией для улучшения определенных свойств этой породы.

Поглотительное (или преобразовательное) скрещивание (англ. grading) применяется главным образом для того, чтобы преобразовать неулучшенную местную породу в известным образом улучшенную. Так, в Швецию в 40-х годах XIX в. начали ввозить айрширский скот из Шотландии и тем самым постепенно создали шведскую айрширскую породу. При этом ввезенных племенных животных

разводили «в себе» (чистое разведение) и, с другой стороны, проводили скрещивание с коровами местной породы, а затем полученных помесных животных в течение нескольких поколений спаривали с айрширскими быками. Помесных телок заносили в особый «предварительный» раздел племенной книги, первое помесное поколение (F_1) — в I класс, первое поколение от повторного скрещивания с улучшающей породой — во II класс, второе поколение — в III и третье в — IV класс. Четвертое поколение от повторного скрещивания, то есть потомков от матери IV класса и чистоплотительного скрещивания, то есть потомков от матери IV класса и чистопородных отцов, уже можно было вносить в племенную книгу как «чистую» породу. В отношении черно-пестрого скота требовалось еще одно поколение поглотительного скрещивания, чтобы потомство признали чистопородным. Таким образом, в предварительном разделе было пять классов. Первое помесное поколение (F_1), выраженное в «долях крови» улучшающей породы, называли «полукровным», первое поколение от поглотительного скрещивания (R_1) имело $3/4$ крови, второе (R_2) — $7/8$ крови, третье (R_3) — $15/16$ и четвертое (R_4) — $31/32$ крови. Степень поглощения крови можно выразить и по-другому; так, в F_1 50% генного состава происходит от айрширской породы, в R_1 — 75%, в R_2 — 87,5%, в R_3 — 93,8% и в R_4 — 96,9%. Однако в R_1 — R_4 наблюдается значительная вариация вокруг средней (рис. 150). При дальнейшем поглощении крови улучшаемой породы эта вариация уменьшается. В англосаксонских странах, в особенности в США, поглотительное скрещивание как способ преобразования «беспородного» скота в чистопородный не получило признания. Там проводили различие только между чистопородным (pure breeds) и помесным (grades) скотом. Племенные книги некоторых пород,

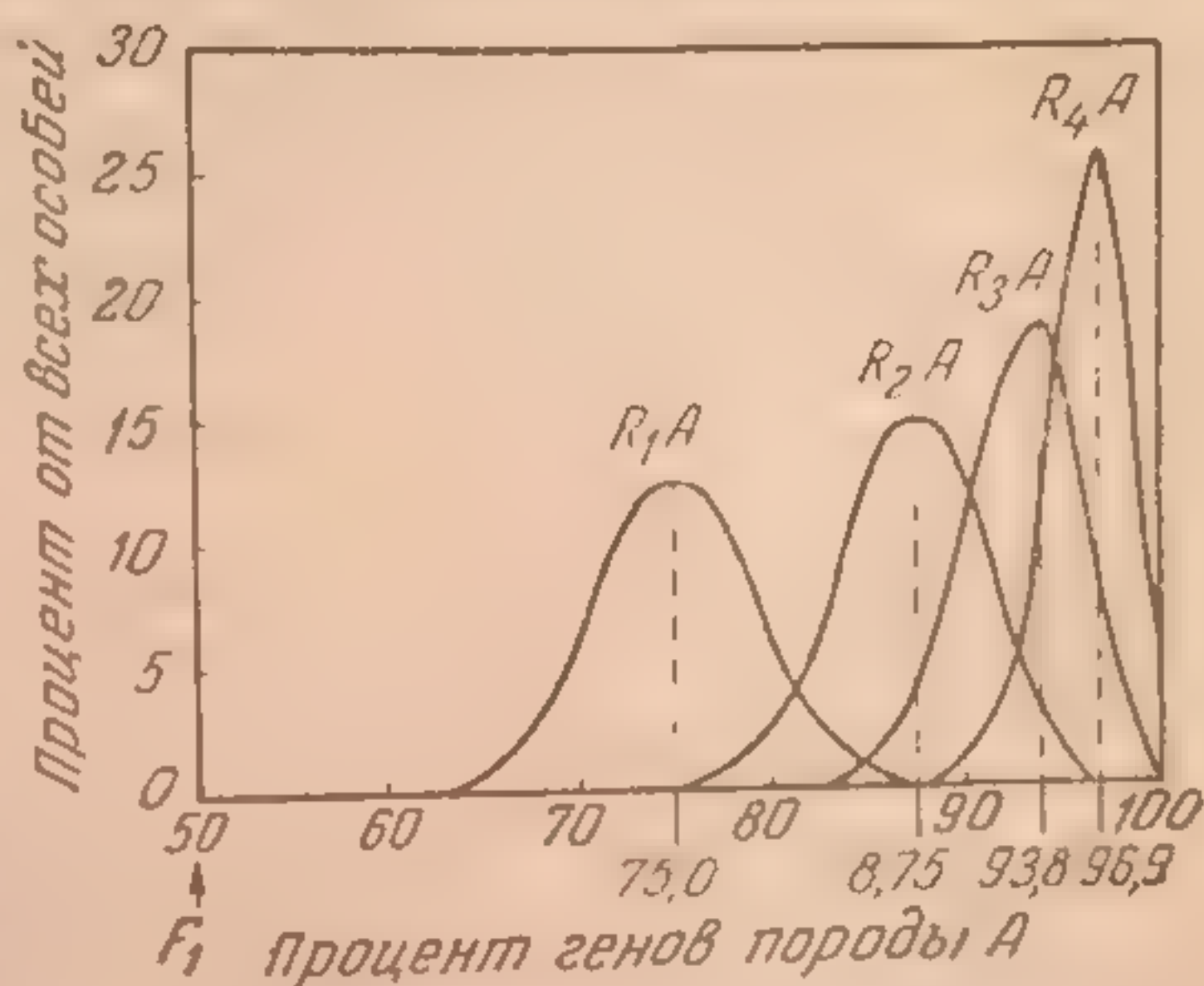


Рис. 150. Схема вытеснения генов одной породы (A) при непрерывном поглотительном скрещивании с другой породой. Изменчивость вокруг средней уменьшается с каждым последующим скрещиванием. Диаграмма составлена исходя из того, что 38 пар генов вызывают изменчивость при аддитивном и одинаковым действием (по Л а ш у, 1927).

например айрширской в Великобритании, имели, однако, приложения, где предписывалось регистрировать коров, имеющих выраженный породный тип, даже если их матери не были занесены в племенную книгу.

В результате поглотительного скрещивания во многих странах, куда ввозились улучшенные породы, был ограничен импорт животных и стал использоваться местный племенной материал. Это давало значительные преимущества в отношении приспособленности завозной породы к местным условиям.

При скрещивании между собой двух различных популяций можно ожидать в F_1 известного эффекта гетерозиса, величина которого зависит от того, в какой степени проявляются при этом сверхдоминирование и эффект взаимодействия сведенных вместе геномов. В некоторых случаях эффект гетерозиса может быть весьма значительным, в других — едва заметным. При поглотительном скрещивании он постепенно исчезает. Кроме эффекта гетерозиса, можно рассчитывать на то, что при повторном поглотительном скрещивании различие между продуктами такого скрещивания и популяцией, с которой производится скрещивание, уменьшается в каждом поколении наполовину. Это различие обычно невелико уже во втором поколении, а в третьем-четвертом поколениях едва заметно.

При отсутствии отбора улучшаемая порода не может быть лучше «чистой» улучшающей породы. Путем селекции можно вывести популяцию, несколько лучшую, чем та, с которой ведется поглотительное скрещивание, сохраняя лучших особей. Это в особенности относится к тому случаю, когда завозная улучшающая порода плохо приспособлена к новым условиям окружающей среды. Однако, если поглотительное скрещивание ведется в течение многих поколений, большинство генов местной породы автоматически исчезает. По результатам поглотительного скрещивания решают, до какого поколения следует вести это скрещивание. Можно также для сравнения вырастить помесей F_2 путем разведения помесей F_1 «в себе». Если второе поколение поглотительного скрещивания с улучшающей породой окажется хуже, чем F_1 , это значит, что лучше вывести новую породу, чем пытаться преобразовать местную породу путем поглотительного скрещивания. Некоторое незначительное преимущество помесей от поглотительного скрещивания по сравнению с F_2 может быть обусловлено большей гетерозиготностью, которая здесь еще сохраняется, в связи с чем необходимость продолжать поглотительное скрещивание отпадает, а полученных помесей надо в дальнейшем разводить «в себе».

Примером поглотительного скрещивания может служить скрещивание между европейской дикой свиньей и датским ландрасом, которое проводил проф. Клаузен (1955) на датской опытной станции. Результаты скрещивания приводятся в таблице 2.

Из таблицы видно, что скрещивание ландрасов с дикой свиньей, а также обратное скрещивание поколения F_1 с дикой свиньей снижало по сравнению с ландрасами скорость роста животных; длина кишечника и туловища уменьшалась, а длина головы, глубина груди и толщина хребтового сала увеличивались. Беконный тип значительно ухудшился. Однако с каждым поколением поглотительного скрещивания с ландрасом потомство приобретало все большее сходство с этой породой, а в третьем и четвертом поколениях различие между ними было незначительным.

Для иллюстрации метода в водного (о б л а г о р а ж и в а ю щ е г о) с к р е щ и в а н и я воспользуемся следующим примером. Предположим, что нам надо улучшить жирномолочность ангельского скота путем скрещивания с джерсейской породой, не изменив при этом типа телосложения или других свойств улучшаемой породы. В результате скрещивания соответствующего числа коров ангельской породы с джерсейскими быками мы получим помесных животных F_1 , часть которых скрещивается с ангельским скотом, а часть разводится «в себе». Из животных F_2 и помесей от обратного скрещивания с ангельским скотом отбирают на племя таких особей, которые обнару-

живают наибольшее сходство с ангельнской породой и обладают относительно высокой жирномолочностью. Дальше их разводят «в себе».

В другом случае мы можем поставить перед собой цель ввести в популяцию какой-либо ген, обуславливающий качественный признак, например

Результаты поглотительного скрещивания между европейской дикой свиньей и датским ландрасом
(По К. Клаузеу, 1955)

Таблица 2

| Помесное поколение | R_1W | F_1 | R_1L | R_2L | R_3L | R_4L | L |
|--|--------|-------|--------|--------|--------|--------|------|
| Доля генов от дикой свиньи, % | 75,0 | 50,0 | 25,0 | 12,5 | 6,2 | 3,1 | 0 |
| Доля генов от ландраса, % | 25,0 | 50,0 | 75,0 | 87,5 | 93,8 | 96,9 | 100 |
| Возраст по достижении живого веса 20 кг, дни | 142 | 107 | 85 | 85 | 78 | 80 | 76 |
| Возраст по достижении живого веса 90 кг, дни | 388 | 256 | 217 | 195 | 193 | 181 | 180 |
| Суточный привес, г | 286 | 469 | 528 | 592 | 621 | 695 | 674 |
| Длина кишечника, м | 18,0 | 20,7 | 22,0 | 22,1 | 23,4 | 26,0 | 26,0 |
| Вес пустого желудка, г | 424 | 484 | 509 | 556 | 582 | 613 | 620 |
| Длина туловища, см | 83,7 | 86,1 | 89,4 | 91,2 | 91,7 | 96,5 | 93,4 |
| Длина головы, см | 34,6 | 30,6 | 28,3 | 28,1 | 26,6 | 27,0 | 26,0 |
| Глубина груди, см | 40,2 | 38,4 | 37,2 | 37,0 | 35,8 | 35,8 | 35,9 |
| Толщина хребтового сала, см | 3,86 | 4,48 | 3,94 | 3,88 | 3,52 | 3,30 | 3,42 |
| Беконный тип (максимум 15 баллов) | 4,7 | 7,4 | 9,7 | 10,4 | 11,8 | 11,0 | 12,6 |

Обозначения:

- R_1W — первое поглотительное скрещивание с дикой свиньей;
 R_1L — первое поглотительное скрещивание с датским ландрасом;
 R_2L — второе поглотительное скрещивание с датским ландрасом;
 R_3L — третье поглотительное скрещивание с датским ландрасом;
 R_4L — четвертое поглотительное скрещивание с датским ландрасом;
 L — датский ландрас 1951/52;
 W — дикая свинья.

комолость. Предположим, что для этого мы будем скрещивать ангельнский комолот с английской красной комолой породой (ред-пол). Тогда в первом поколении все особи будут комолыми. Этих животных вновь скрещивают с ангельнской породой и в последующем скрещивании используют их комолых потомков и т. д. Таким образом постепенно вытесняется доля крови красной комолой породы, за исключением гена комолости, который остается в связи с тем, что для каждого из обратных скрещиваний используют комолых животных. Если обратное скрещивание считается достаточным, комолых животных начинают спаривать между собой, причем можно ожидать, что 25% потомков будут гомозиготными по признаку комолости. Быки, морфологически сходные с гомозиготами, проверяются по потомству путем скрещивания с рогатыми коровами, и на племя используются лишь те из них, гомозиготность которых считается доказанной. Если в течение нескольких поколений спаривать гомозиготных комолых быков с комолыми коровами, можно настолько снизить частоту гена рогатости, что популяция практически может считаться комолой. Обратными скрещиваниями с ангельнской породой все прочие гены красной комолой породы вытесняются почти полностью, так что действием их можно пренебречь. Труднее ввести в какую-либо породу новые рецессивные гены, не изменяя при этом в значительной мере прочих генный состав. Трудности эти возрастают с увеличением числа вводимых генов.

М у т а ц и и

При спонтанно возникающих мутациях изменение частоты генов в пределах одной популяции происходит медленно. Наиболее часто мутантные гены вызывают, по меньшей мере в двойной дозе, снижение жизнеспособности их носителя (см. главу II); и лишь менее чем одному проценту из них можно приписать полезное действие. Возможно, мы постепенно придем к тому, что сможем управлять не только частотой, но и всем процессом мутации, что позволит искусственно вызывать только желательные мутации. Пока что это время кажется еще весьма далеким.

Рецессивные мутантные гены не удаляются из популяции непосредственно, а сохраняются там в течение поколений в гетерозиготной комбинации. Это накопление рецессивных генов образует резерв изменчивости, который может быть использован, если этого потребуют обстоятельства. Они беспрестанно проверяются в новых комбинациях, и некоторые мутантные гены играют, вероятно, положительную роль в селекции, в связи с чем частота их возрастает. Далее, многие мутантные гены оказываются полезными с точки зрения человека, несмотря на то, что при естественном отборе могут влиять на своего носителя в том или другом отношении неблагоприятно. Для примера сошлемся на известные мутации окраски у норки, такие, как алеутская и хедлунд-белая, которые дают очень ценные шкурки. Алеутская норка гомозиготна по одному гену *al*, который обуславливает изменение коричневой окраски в серо-голубую. Сочетание в двойной дозе этого гена с геном серебристо-голубой окраски *r* дает цветную вариацию сапфир (*alalpp*), обладающую очень яркой, красной, светлой серо-голубой окраской. Однако гомозиготы в среднем относительно мелкорослы и подвержены так называемой алеутской болезни, характерной именно для этой разновидности. Больные животные отказываются от корма, кал их имеет темную окраску, десны набухают и кровоточат, а при вскрытии трупов обнаруживаются, как правило, отчетливые признаки воспаления почек. Хедлунд-белая, напротив, характеризуется тем, что самки глухие, вследствие чего они не так хорошо заботятся о потомстве, как другие норки. Что же касается других рецессивных генов окраски, например серебристо-голубой, то какого-либо влияния их на жизнеспособность животного не было установлено.

Иногда может произойти фиксирование непосредственно вредоносных генов внутри некоторых линий или небольшой популяции. Если мутантный ген, проявившийся всего один раз, нейтрален в отношении жизнеспособности особей, то вероятность его окончательной фиксации в популяции, состоящей из N особей, равна $2\frac{1}{N}$; если он доминантен и обладает благоприятным действием, то при большом значении N вероятность равна $2s$, где s — интенсивность селекции против рецессивного гена. Если мутантный ген обладает непосредственно вредоносным действием, вероятность его фиксирования чрезвычайно мала, если N не очень мало.

Г е н е т и ч е с к и й д р е й ф в м а л ь н ы х п о п у л я ц и я х

Размеры популяций домашних животных ограничены, и во многих случаях эти популяции довольно малы. Поэтому они подвергаются изменениям, ускользающим от контроля животновода, так как частота генов может быть сдвинута лишь в результате игры случая. Поколение животных в пределах одной группы или линии можно рассматривать как популяцию генов, в которой A имеет частоту q , а $a(1-q)$. Выборка из $2N$ гамет дает последующее поколение. Рассеивание для q равно тогда $\sigma_q = \frac{\sqrt{q(1-q)}}{2N}$. Если q равно 0,5, то

рассеивание при $N=10$ будет 0,112, а при $N=1250$ — 0,01. Из-за большого рассеивания частот генов в маленьких популяциях возможности случайного кп. Этот ген может закрепиться в гомозиготном состоянии или полностью исчезнуть из популяции. Вероятность этого в каждом поколении равна $\frac{1}{2N}$.

Такие изменения могут накапливаться в популяции в течение нескольких поколений. Можно считать, что случайный сдвиг частоты в x -поколениях составляет \sqrt{x} от сдвига в одном поколении, если x — относительно маленькое число. Таким образом, маленькие популяции могут случайно попасть в дрейф и за определенное число поколений претерпеть весьма заметные изменения в благоприятном или неблагоприятном направлении. Успехи или неудачи многих животноводов, работавших с небольшим материалом, часто зависят не от их добросовестности, а от удачи.

В естественных популяциях, не подвергающихся действию искусственного отбора, случайный дрейф может иметь большое значение для эволюции. Группы, которые дрейф сносит в различных направлениях, проверяются естественным отбором, и те из них, которые обладают относительно высокой жизнеспособностью, размножаются сильнее, чем другие. Таким путем могут возникнуть новые породы и постепенно даже новые виды. Панхудские популяции элиминируются, и следы их вскоре исчезают.

В животноводстве вариация числа потомков на особь при плановом спаривании выше случайной. Под эффективным числом особей (N_e) в популяции понимают то число, которое должно соответствовать полноте панмиксии, если бы она существовала. При любом методе разведения, и особенно при искусственном осеменении, используется относительно малое количество мужских особей по сравнению с женскими. Эффективное число племенных животных (N_e) при панмиксии можно приблизительно вычислить на основе фактического числа мужских (N_{σ}) и женских (N_{φ}) особей следующим образом:

$$N_e = \frac{4N_{\sigma} \cdot N_{\varphi}}{N_{\sigma} + N_{\varphi}}$$

Если на пункте искусственного осеменения используют 30 быков на 30 тыс. коров, то $N_e=120$. Если на то же число коров при естественном спаривании использовали бы 450 быков, то N_e стало бы 1773. При случайном спаривании и при отсутствии иммиграции гетерозиготность уменьшилась бы в первом случае на 0,42% на поколение, а во втором — менее чем на 0,03%. Опасность потери генов, которая возрастает вследствие уменьшения числа производителей при искусственном осеменении, не столь велика, чтобы ею нельзя было пренебречь. Однако при последовательном отборе быков из одной и той же линии она может существенно возрасти.

Случайный дрейф и селекция могут действовать в одном и том же или в противоположных направлениях. Если популяция не слишком мала, в отношении генов с проявляющимся действием (олигогены), этот процесс можно держать под контролем. Но в маленьких популяциях частота неблагоприятных генов, несмотря на селекцию против них, может так сильно возрасти, что дальнейшее разведение становится невозможным. Чтобы получить представление об относительной силе отбора и случайного дрейфа, надо определить, каким должно быть эффективное число племенных животных, чтобы σ_d в зависимости от игры случая была равна селекционному эффекту Δ_d при аддитивном наследовании и $q=0,5$. Оказывается, что при интенсивности селекции $s=0,1$, N_e будет равно 640, то есть довольно велико. Однако различие между планомерной селекцией и случайным дрейфом состоит в том, что селекция действует последовательно в каком-то определенном направлении, тогда как в природе случайностей такая последовательность отсутствует. Тем не менее в маленьких популяциях и при систематическом инбридинге случайность может сыграть большую роль.

III. Системы спариваний

Системой спаривания можно изменить частоту различных генотипов, не изменяя частот генов. Число потомков от данной особи определяется селекцией, но генный состав потомков обуславливается в значительной мере сходством или несходством родительских форм. Для частот генов в последующем поколении решающей является селекция, в то время как частоты зигот определяются, кроме того, и системой спаривания.

Отклонения от спаривания по принципу случайности встречи родительских пар основываются либо на родстве, либо на фенотипическом сходстве. Чем ближе родство между родительскими парами, тем больше сходство у них в генном составе и тем меньше будет генетическая изменчивость между потомками, то есть гетерозиготность будет уменьшаться, а гомозиготность — увеличиваться. Коэффициент инбридинга (см. главу III) показывает, в какой мере возрастает гомозиготность при родственном разведении и отсутствии селекции.

Родство и генетический эффект родственных спариваний

Спаривание между родственными животными называют инбридингом. Это родство может быть более или менее близким, поэтому инбридинг — понятие относительное. За основу или нулевую точку принимают среднее родство между особями в относительно большой популяции, например породе. Коэффициент родства Райта (1921) (R или r) показывает, насколько генетическое сходство между определенными родственными особями больше этого среднего показателя. В популяции, где спаривание происходит по типу панмиксии без подбора родительских пар, коэффициент родства между родителями и сыном или дочерью равен 0,5, что означает, что их генный состав обнаруживает на 50% меньше различий, чем генный состав двух случайно выбранных особей той же популяции. Если углубиться в родословную, то коэффициент родства между пробандом и каким-либо определенным предком с отцовской или материнской стороны можно получить, возведя 0,5 в степень, соответствующую порядковому номеру в ряде предков (число поколений — n), то есть для деда $0,5^2 = 0,25$, для прадеда $0,5^3 = 0,125$ и т. д. В этом случае, если проводилось родственное спаривание, это выражение надо умножить на $\frac{\sqrt{1+F_A}}{1+F_O}$, где F_O — коэффициент инбридинга пробанда, а F_A — коэффициент инбридинга предка. Таким образом, родство между пробандом и его предком выразится в окончательном виде следующей формулой:

$$R_{OA} = 0,5^n \sqrt{\frac{1+F_A}{1+F_O}}$$

Аналогично этому получают коэффициент родства в боковой линии в популяции, где спаривание особей происходит по принципу случайности встречи родительских пар, обозначая «путь» от одного пробанда (X) к общему предку (A), а от него к другому пробанду (Y), но не затрагивая одну и ту же особь больше одного раза (рис. 151). 0,5 для каждого из таких связующих звеньев между X и Y возводят в степень $n+n'$, где n — число поколений («путей») от X к A , а n' — от A к Y , затем полученные величины складывают:

$$R_{xy} = \sum 0,5^{n+n'}$$

Для неинбредных полных братьев и сестер коэффициент родства будет $2 \cdot 0,5^2 = 0,5$, а для полубратьев и полусестер — $0,5^2 = 0,25$. Общая формула, справедливая и в случае родственного спаривания, будет:

$$R_{xy} = \sum 0,5^{n+n'} \frac{1+F_A}{\sqrt{(1+F_X)(1+F_Y)}},$$

где F_A — коэффициент инбридинга для X , а F_Y — соответствующий коэффициент для Y . Коэффициент инбридинга (F_O) для данной особи (O) равен

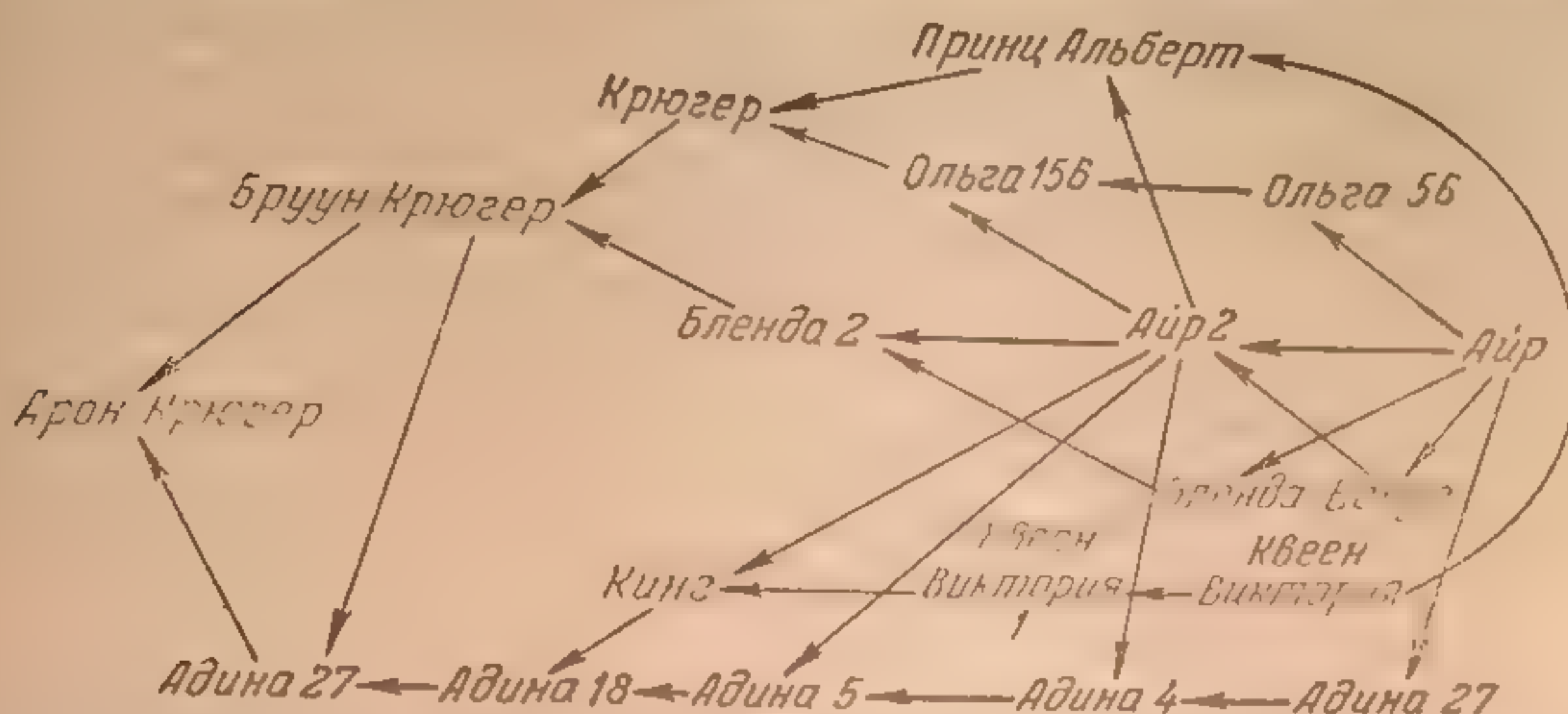


Рис. 151. Родословная сильно инбридированного айрширского быка Арона Крюгера. $F_O = 0,45$. Родословная является типичным примером так называемого разведения по линиям с сильной концентрацией генов быка Айр 2 и его отца. Коэффициент родства между Ароном Крюгером и Айром 2 составляет 0,49, а между Ароном Крюгером и Айром — 0,46. Стрелки на диаграмме показывают, каким путем Айр и Айр 2 могли передать свои гены Арому Крюгеру.

$0,5 R_{SD} \sqrt{(1+F_S)(1+F_D)}$, где S — отец, а D — мать. Если мать и отец не инбредны, коэффициент инбридинга равен половине коэффициента родства родителей. Коэффициент инбридинга можно вычислить, применяя те же обозначения, по следующей формуле:

$$F_O = 0,5 \sum [0,5^{n+n'} \times (1+F_A)].$$

Уменьшение гетерозиготности (возрастание гомозиготности) при последовательном применении определенной системы спаривания демонстрируется на рисунке 152 (по Райту, 1921).

При спаривании полных брата с сестрой в течение длительного времени племенной материал распадается на большое число линий, внутри времени племенной изменчивость уменьшается, тогда как между линиями которых генетическая изменчивость (дисперсия) в начале она возрастает. Если общая генетическая дисперсия (дисперсия) в начале инбридинга равна σ_G^2 и является чисто аддитивной (то есть нет ни доминирования, ни эпистазы), результат инбридинга при аутосомном наследовании можно выразить следующим образом:

$$\begin{aligned} \text{дисперсия внутри линий} & \dots \dots \dots (1-F) \sigma_G^2 \\ \text{дисперсия между линиями} & \dots \dots \dots 2F \sigma_G^2 \\ \text{общая дисперсия} & \dots \dots \dots (1+F) \sigma_G^2 \end{aligned}$$

Если коэффициент инбридинга достигает 1, то генетическая дисперсия внутри линий должна быть равна нулю, а между линиями — $2\sigma_G^2$, иными словами

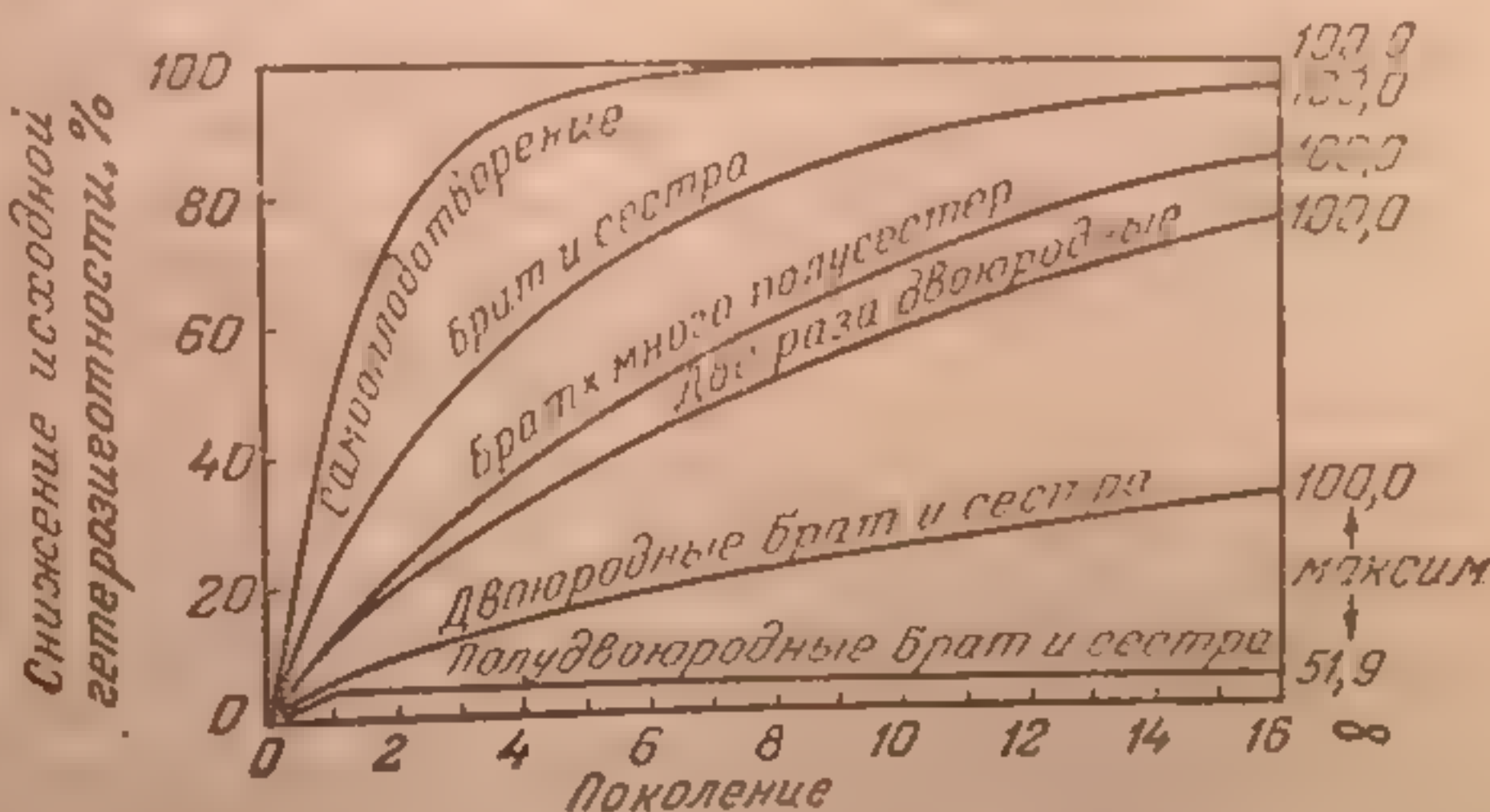


Рис. 152. Уменьшение исходной гетерозиготности в различных поколениях при различных степенях инбридинга и при отсутствии селекции (по Райту, 1921).

вами, будет выведен ряд «чистых линий». Такой результат (см. рис. 152) может быть достигнут примерно через 20 поколений. Это обстоятельство усложняется, однако, тем, что генетическая вариация обуславливается не только аддитивно, но зависит также от взаимодействия между аллелями и локусами. Даже при отсутствии искусственного отбора нельзя, судя по всему, избежать естественного отбора, если речь идет о носителях большого числа рецессивных генов, обуславливающих в двойной дозе снижение жизнеспособности. Благодаря тому что высокая степень гетерозиготности в среднем сопровождается большей жизнеспособностью, процесс гомозиготизации линий замедляется и провести его полностью у домашних животных, как правило, не удастся.

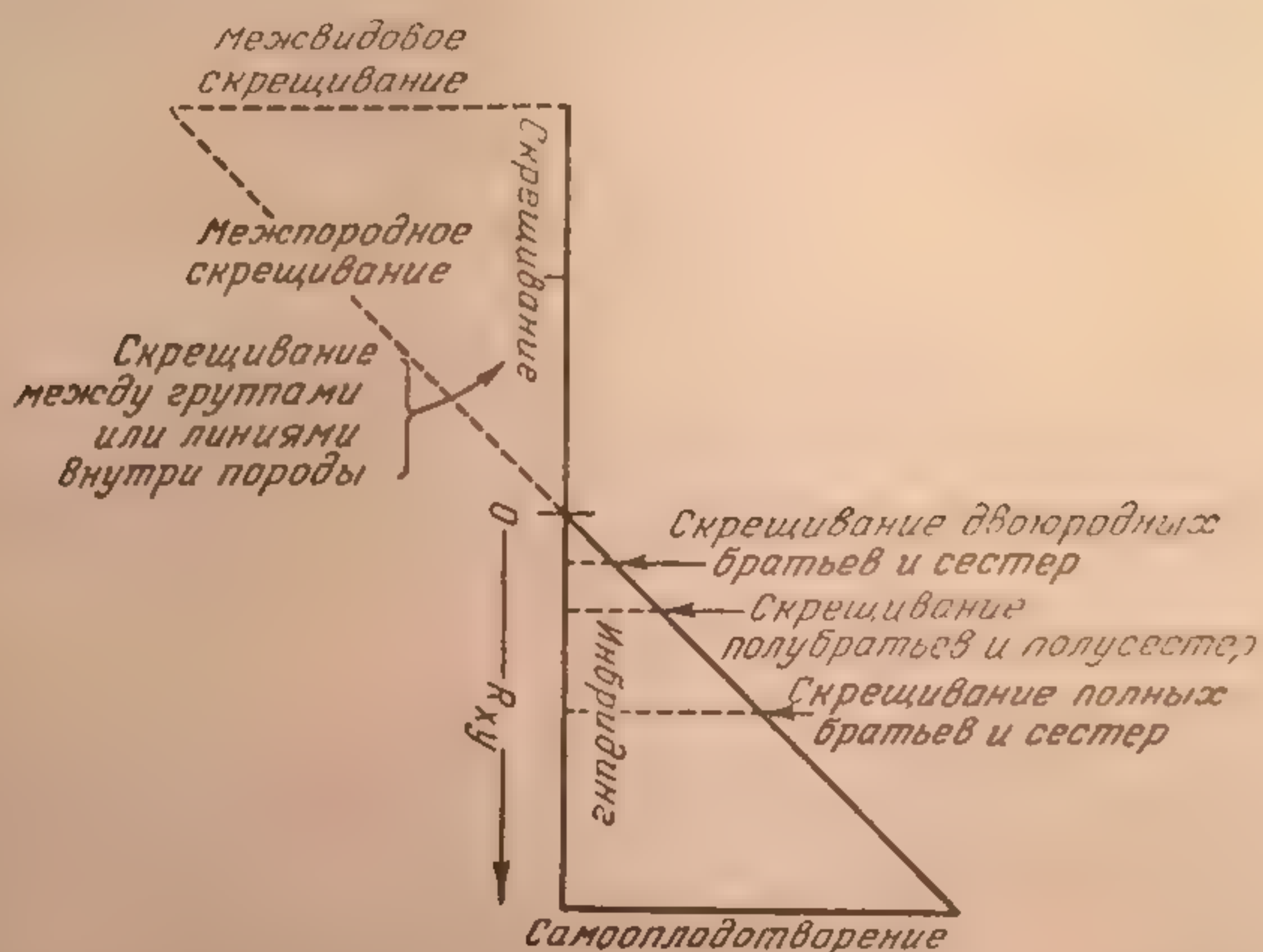


Рис. 153. Степень генетического сходства или несходства между спариваемыми особями, а также определение степени инбридинга, неродственных внутрипородных спариваний и различного рода скрещиваний (схема).

Систематическое спаривание полубратьев и полусестер, как и спаривание двоюродных братьев и сестер, приводит к расщеплению в линиях и возрастанию гомозиготности в них, хотя и значительно медленнее, чем спаривание полных братьев и сестер. При повторном обратном скрещивании с отцом или матерью, то есть при спаривании родителей с потомками, коэффициент инбридинга в первых двух поколениях будет таким же, как при спаривании полных братьев и сестер, то есть гетерозиготность можно уменьшить не более чем на 50%.

Если под инбридингом понимают спаривание животных, находящихся между собой в более близком родстве, чем средняя степень родства внутри популяции, то спаривание особей, у которых степень родства ниже этого среднего, называют скрещиванием. Под скрещиванием понимают не только спаривание особей разных пород, но и разных линий одной и той же породы¹. Каким же должен быть интервал по обе стороны от нулевой точки ($R_{xy}=0$), позволяющий провести границу между инбридингом и скрещиванием? Последовательные спаривания двоюродных братьев и сестер ($R_{xy}=0,125$) ведут к гомозиготизации, что не имеет места при спаривании двоюродных братьев и сестер по одному из родителей ($R_{xy}=0,0625$). Поэтому интервал между 0 и 0,1 можно считать нормальным и не применять понятие

¹ В советской литературе под скрещиванием понимают спаривание особей разных пород. — Прим. ред.

«гибридинг» к спариванию особей, менее родственных между собой, чем двоюродные братья и сестры. Аналогичный интервал можно себе представить для скрещивания даже без вычисления его коэффициентов. На рисунке 153 мы попытались продемонстрировать различие между гибридингом и скрещиванием на основе степени родственного разведения, которую можно измерить расстоянием от выбранной нулевой точки. Самый тесный гибридинг при условии отсутствия самооплодотворения происходит при спаривании полных братьев и сестер или родителей с потомками. Пределы отдаленных (межвидо-межвидового скрещивания, например лошади и осла, бесплоден, то скрещивание не может продолжаться дальше первого поколения F_1 . Другая граница скрещивания проходит там, где родство между спариваемыми особями переходит в нейтральную зону. Степень гетерозиготности, снижающаяся при гибридинге, при скрещивании, наоборот, возрастает, и можно ожидать, что увеличение это будет тем сильнее, чем больше генетическое различие между скрещиваемыми популяциями.

Спаривание по фенотипическому сходству или несходству

Эта система спаривания в своем чистом виде означает, что подбор пар происходит только по внешнему сходству или несходству, без учета происхождения или степени родства.

Можно спаривать с х о д н о е с о с х о д н ы м, то есть крупных быков с крупными коровами, средних со средними и мелких с мелкими. При гибридинге спаривают животных, имеющих, по-видимому, относительно много идентичных генов без учета степени эффекта этих генов. Но так как подбор пар осуществляется по внешнему сходству, то вместо этого соединяют гены, обладающие сходным действием, невзирая на то, являются ли они аллелями или нет. Эта система спаривания на степень гетерозиготности влияет незначительно по меньшей мере в тех случаях, когда речь идет о довольно низкой наследуемости. Она увеличивает общую изменчивость в пределах популяции, не оказывая почти никакого влияния на изменчивость внутри линий или семейств, в результате чего различия между линиями становятся большими. На частоту скрытых генов и их расщепление и частоту полигенов ее влияние невелико. Если племенной отбор начинается внутри популяции, то спаривание сходного со сходным может в течение нескольких поколений давать хорошие результаты, но вскоре назревает необходимость в применении более эффективной системы.

Если обозначить фенотипическую корреляцию между особями, которых подбирают по внешнему сходству, буквой t , а генотипическую корреляцию буквой r_g , то r_g для этой комбинации не может быть больше h^2 , потому что $r_g = h^2 \cdot t$. При спаривании по фенотипическому сходству генетическая вариация в пределах популяции может возрасти до $\frac{2n}{2n - (2n - 1)r_g}$, если вся генетическая изменчивость аддитивна (n — число пар генов), но при гибридинге — до $2F$ раз по сравнению с ее величиной в условиях панмиксии. Однако отклонения от аддитивного наследования могут заметно изменить эти соотношения.

Спаривание фенотипически несходных особей применяется довольно часто для исправления недостатков или пороков стада. При этом крупных быков спаривают с мелкими коровами или животных скрещивают с конституцией с более нежными, чтобы получить потомков промежуточного типа, более соответствующих данному направлению продуктивности. В общем к выбору производителей относятся с большой тщательностью, чтобы постепенно добиться улучшения маточного стада. На изменчивость внутри линий или семейств это оказывает лишь незначительное влияние, но измен-

чивость между ними уменьшается, в первую очередь частота крайних вариантов. Степень гетерозиготности будет примерно такой же, как и при спаривании по принципу случайности встречи родительских пар.

Обычно эта система спаривания применяется внутри стада. Если в стаде имеется несколько производителей, то это поможет быстро снизить изменчивость стада даже в том случае, если маточное ядро отличается большой изменчивостью. При одном производителе эти возможности очень ограничены.

Спаривание по фенотипическому сходству отличается от спаривания по генетическому сходству (родственного) прежде всего тем, что эффект достигается главным образом уже в первом поколении и что он непостоянен, так как при отсутствии селекции частоты генов не изменяются. Конечно, обе системы спаривания можно комбинировать.

IV. Инбридинг и скрещивание в свете экспериментальных исследований

В человеческом обществе отнюдь не всегда отказывались от заключения близкородственных браков (эндогамия), однако опыт постепенно показал, что эти браки рискованны, что, по-видимому, и привело впоследствии к их запрещению. Сожительство между братьями и сестрами или между родителями и детьми (кровосмешение) карается законом. Допускаются браки между двоюродными братьями и сестрами, но, как правило, не при более близком родстве.

При выведении новых пород домашних животных почти всегда проводился более или менее тесный инбридинг. Б э к в е л л и его последователи для закрепления определенного типа или признака применяли инбридинг без всяких опасений в течение нескольких поколений. Однако во многих случаях это приводило к печальным последствиям и поэтому от применения этого метода в обычном разведении рекомендуют воздерживаться. Д а р в и н в одном из своих основополагающих трудов (см. [14]) говорил о «пользе скрещивания и вредных последствиях близкородственного разведения». Он подчеркивал, что вредное действие инбридинга не всегда проявляется сразу, а постепенно при систематическом применении этого метода, в то время как благоприятное действие скрещивания можно обнаружить уже у потомков первого поколения. Несмотря на это, многие животноводы считают, что инбридинг в сочетании со строгим отбором является ценным средством для выведения высокооблагороженных линий, в особенности для тех случаев, когда надо повысить уверенность в передаче их свойств потомкам.

Еще до появления менделизма проводились некоторые экспериментальные исследования о действии инбридинга, однако планомерное изучение его началось лишь в XX в. Особенно большое значение для создания современных представлений о жизнеспособности при скрещивании и вредном действии инцукта имели американские опыты с кукурузой (Ш а л л, Х е й е с, И с т и Д ж о н с) и опыты С. Р а й т а на морских свинках (Д ж о н с, 1918; Р а й т, 1922).

Индукт перекрестноопыляющихся растений и лабораторных животных

Размножение кукурузы возможно и при самоопылении, хотя она относится к перекрестноопыляющимся растениям. При этом в первых поколениях депрессия бывает очень значительной, многие индуктные линии вымирают. Но постепенно через 8—10 поколений внутри выживших линий по достижении ими высокой степени гомозиготности устанавливается некий индуктный минимум. При скрещивании таких депрессированных линий между собой в F_1 отмечается значительное повышение жизнеспособности и большая урожайность, чем у кукурузы, улучшенной обычным отбором. На этом наблю-

дении основано производство так называемой гибридной кукурузы, которая в сравнительном полевом опыте дала урожай на 25—30% выше, чем сорта, улучшенные отбором. Широкое распространение получила кукуруза, являющаяся двойным гибридом. Так, путем скрещивания инцухтных линий A и B получают F_1 . Таким же образом скрещивают линии C и D . Затем скрещивают между собой первые поколения гибридов AB и CD и полученные при этом семена используют в качестве посевного материала. Этим достигается прежде всего то, что вместо слабых инцухтированных линий для получения больших количеств посевного материала используются простые двухлинейные гибриды. Урожайность двойных гибридов примерно такая, как и у простых, но зато они дают гораздо более дешевый и надежный посевной материал. Только в тех случаях, когда очень важна равномерность созревания, например при получении «сахарной кукурузы» для консервной промышленности, простые двухлинейные скрещивания находят хозяйственное применение.

Считается, что для практического использования пригодны лишь 1—2% инцухтированных линий кукурузы. Результат при скрещивании различных линий весьма непостоянен, поэтому всегда приходится искать наилучшие комбинации. Нужно определить, какое скрещивание наиболее пригодно в данных местных условиях; говорят, что гибридная кукуруза должна соответствовать своим условиям, как сшитый на заказ костюм. Изменчивость простой, а также двойной гибридной кукурузы очень невелика, как и следовало ожидать при скрещивании между собой сильно гомозиготизированных линий. Урожай от двойного скрещивания, например $(A \times B) \times (K \times L)$, почти такой же, как среднее от четырех простых скрещиваний (AK , AL , BK и BL). Это наводит на мысль, что основными причинами гетерозиса являются доминирование и сверхдоминирование, хотя и эпистаз также не исключается.

Проводились опыты по инцухту других культур, например ржи, которая в известной мере самостерильна. Можно вывести самоопыляющиеся линии ржи, но инцухт-депрессия будет очень сильной. В связи со стерильностью появляются различные хромосомные аберрации (транслокации, инверсии и нарушения редукционного деления). При скрещивании инцухтных линий ржи получают такой же эффект гетерозиса, как и у кукурузы.

Опыты инбридинга, проведенные на дрозофиле, дали в общем тот же результат, что и опыты с кукурузой. Путем тесного инбридинга в течение 20—30 поколений можно уменьшить изменчивость величины тела и других количественных признаков, например уровня яйценоскости. В среднем проявляется заметная депрессия, а скрещивание между инбредными линиями дает отчетливый эффект гетерозиса. Выяснилось, что в F_1 изменчивость изучаемых количественных признаков значительно меньше, чем внутри скрещиваемых между собой инбредных линий (согласно исследованиям Робертсона и Рива (1952), лишь на 50%). Это было очень интересное наблюдение, и его удалось подтвердить в соответствующих опытах на мышах (Грюнеберг, 1954; Мак-Ларен и Мичи, 1956) и кроликах (Йон Итон, 1954). Судя по всему, фенотипическое уменьшение изменчивости в F_1 обусловлено уменьшением чувствительности к неблагоприятным условиям окружающей среды, связанной с повысившейся жизнеспособностью.

Многочисленные опыты по инбридингу ставились также на грызунах. В 1909 г. в Институте им. Вистара (Филадельфия) Элен Дин Кинг (1919) начала проводить спаривание брата с сестрой в одном семействе крыс-альбиносов. В течение первых пяти поколений искусственный отбор не проводился, но естественный отбор был значительным: примерно половина самок оказалась стерильной, а остальные дали относительно мало потомства. Однако у контрольных животных обнаружили примерно те же недостатки, поэтому неудовлетворительный результат отнесли на счет неправильного кормления. После улучшения кормления улучшился результат, а в 15—25-м инбредном поколении он был даже лучше, чем в контрольной группе. Казалось, что на этой стадии линии были вполне устойчивыми к инбридингу. Инбридинг крыс

в Институте им. Вистара продолжался в течение многих поколений, хотя спаривание полных братьев с сестрами не было систематическим. Инбредные линии этих животных, достигшие большой однородности и устойчивые к инбридингу, рассылались по биологическим институтам в качестве подопытных животных. Однако опыты по трансплантации и иммуногенетические исследования показали, что вывести полностью «чистые линии» с помощью инбридинга не удалось и что внутри линий упорно сохранялась значительная генетическая изменчивость.

Наиболее показательным был опыт по инбридингу, начатый Р о м м е л ь е м в 1906 г. на экспериментальной станции в Белтсвилле (США). В 1915 г. руководителем исследовательского коллектива стал С. Р а й т, а закончил исследования И т о н. Опыт был поставлен на 35 семействах морских свинок,

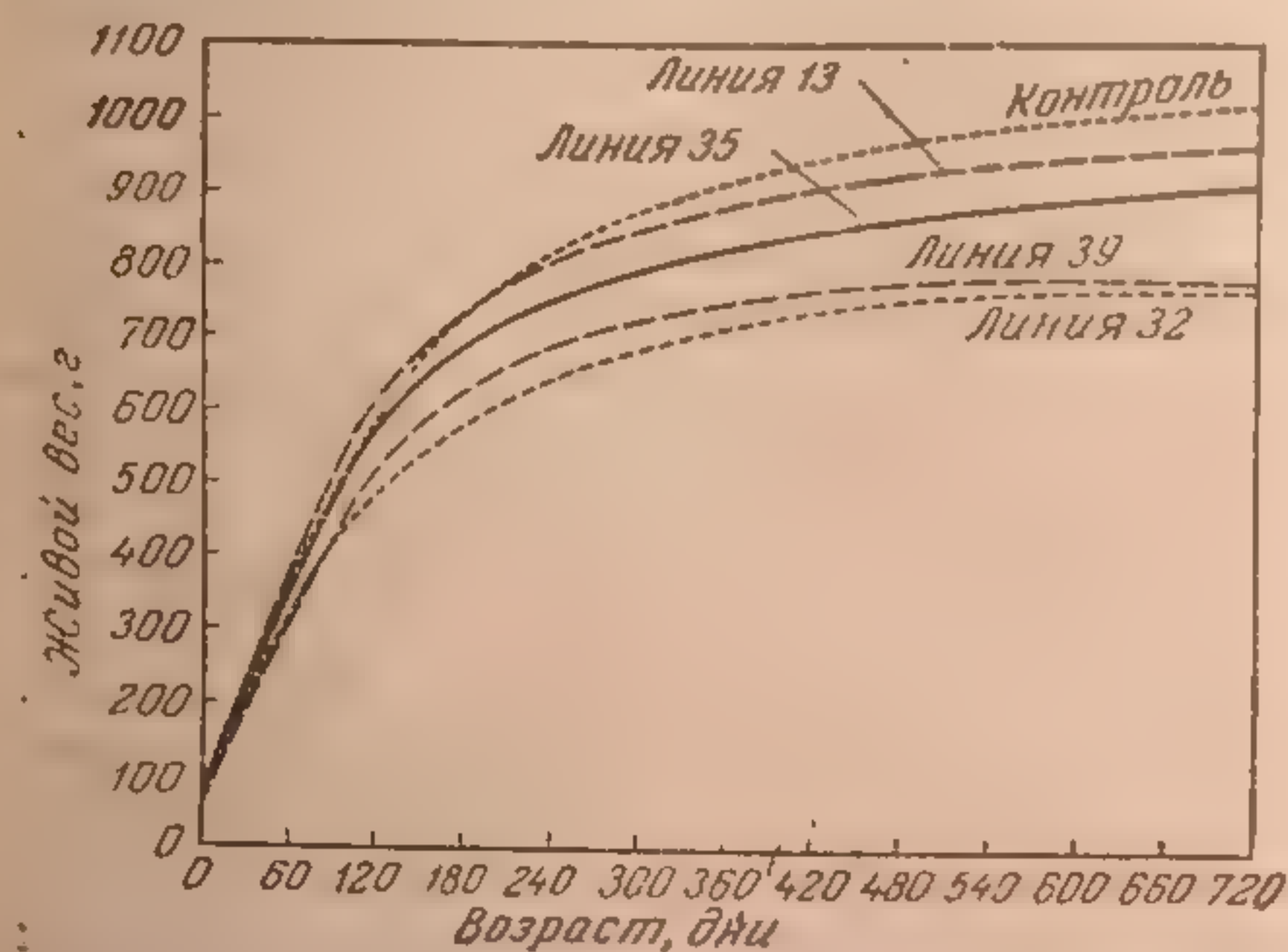


Рис. 154. Кривые роста от рождения до возраста 720 дней мужских особей четырех инбредных линий морских свинок. Для сравнения дана соответствующая кривая роста неинбредных контрольных животных (по М а к-Ф и и И т о н у, 1931).

где проводилось систематическое спаривание полных братьев и сестер. В 1922 г. имелось уже 20 поколений (общей численностью около 34 тыс. животных), а в 1929 г. — свыше 30. Кроме выбраковки больных животных и уродов, отбор не проводился. В течение первых 12 поколений инбридинга отчетливо проявилось типичное вырождение инбредных линий, и многие из них вымерли. Большинство свойств, связанных с плодовитостью и жизнеспособностью животных, ухудшилось, но степень ухудшения по разным признакам была различной. Влияние условий внешней среды на все эти признаки было, напротив, примерно одинаковым. Так, устойчивость к туберкулезу в результате инцукта снизилась. Р а й т вычислил, что до 30% вариации устойчивости были обусловлены генетически, в то время как генетическая вариация для величины пометов при рождении составила лишь 10%. В отношении окраски инцуктированные линии после проводившихся в течение 11—15 поколений систематических спариваний полных братьев и сестер были совершенно константными. Однако внутри линий развитие белых пятен непрерывно варьировало. Внутри отдельных линий закрепились некоторые особенности экстерьера (например, одна линия характеризовалась ясно выраженной провислой спиной, другая — высокой частотой полидактилии). В некоторых линиях появлялись такие уродства, как одноглазие, отоцефалия и рудиментарные конечности. Большинство одноглазых особей выщеплялись в наиболее жизнеспособной из всех инцуктированных линий.

Довольно заметные различия между отдельными линиями наблюдались в величине тела и скорости роста. Одна из инцуктных линий (№ 13) по этим показателям была очень близка к контрольной, но по остальным признакам во всех линиях наблюдался более или менее сильный регресс. Таким образом (рис. 154), путем инбридинга в линии закреплялся определенный тип. Однако в таких количественных признаках, как величина помета и смертность молодняка, отчетливые различия между линиями отмечались и после проводившегося в течение 12—15 поколений спаривания полных братьев и сестер.

Примерно после 20 поколений инцукта отдельные линии скрещивали между собой, и при таком скрещивании в F_1 всегда обнаруживали отчетливый эффект гетерозиса. Устойчивость к туберкулезу возрастала в среднем на 20%,

величина тела взрослых животных — на 12, величина пометов при рождении — на 10, а привес от рождения до отъема — на 16%. Далее, смертность интервала между пометами — на 11%, продолжительность жизни — на 30, а процент мертворожденных — на 7. Общее повышение жизнеспособности составило 80% над средней инцуктированной линии. Оказалось, что генетически обусловленная вариация смертности скорости роста в период от рождения до отъема на $\frac{1}{2}$ или $\frac{3}{4}$ зависела от генотипа детенышей и на $\frac{1}{2}$ или $\frac{1}{4}$ — от генотипа матери. Поэтому самые лучшие показатели по этим признакам были получены не в F_1 , а при скрещивании женских особей F_1 с неродственными им самцами из другой инцуктированной линии. При таком обратном скрещивании благоприятный результат был обусловлен повышенной жизнеспособностью матери и детенышей.

При скрещивании двух мелкокоротых линий гибридов потомство в 12-месячном возрасте превосходило родителей по размерам на 16%, при скрещивании же крупных линий эффект гетерозиса в отношении величины тела был незначительным. Потомство от скрещивания крупной и мелкокоротой линий приближалось по размерам к крупной линии, но не превосходило ее. При скрещивании линий с высокой и низкой плодовитостью потомство было в общем промежуточным, но при скрещивании двух линий со средней плодовитостью отчетливо проявлялся эффект гетерозиса. Если F_1 скрещивали далее с третьей линией (ротационное скрещивание), получали в общем лучший результат, чем в поколениях F_1 . Обычно полный эффект гетерозиса достигался не на ранних стадиях, а только к концу периода роста (Райт, 1922; Райт и Итон, 1929; Мак-Фин и Итон, 1931; Итон, 1932 и 1941).

Опыты по инбридингу с домашними животными

В 20-х и начале 30-х годов опыты по инбридингу домашних животных проводились по схеме, применявшейся Э. Кинг и С. Райтом. Инбридинг рассматривали как процесс гомозиготизации, позволяющий якобы вывести такие линии, которые не намного уступают гетерозиготному исходному материалу в жизнеспособности и рецессивные неблагоприятные задатки которых удалены, в связи с чем они становятся устойчивыми по отношению к продолжающемуся инбридингу. Исключительный успех, достигнутый при инцукте гибридной кукурузы, не мог не поставить вопрос о возможности получения подобных результатов и на домашних животных, поэтому в США была начата разработка методик опытов, которые предполагалось провести на курах и свиньях. Это вылилось в следующую фазу опытов по инбридингу с домашними животными. За последние годы возрос интерес к программе проведения скрещивания в смысле получения большего эффекта гетерозиса, а не к проблеме инбридинга как таковой. Трудности, с которыми приходится сталкиваться при выращивании сильно гомозиготных инбредных линий для последующего скрещивания, оказались большими, чем это предполагалось ранее.

За последнее десятилетие проведено много исследований по инбридингу и скрещиваниям на курах, свиньях и крупном рогатом скоте, а также на овцах, в особенности на опытных станциях США. Подобные опыты не ставились на лошадях. Скрещивания различных пород овец проводятся в больших масштабах на практике, особенно в Великобритании, а также в других странах мира. Обзор этих опытов сделал Рейем (1952).

Куры

Данн (1927) проводил скрещивание полных братьев и сестер в шести различных линиях белых леггорнов; для сравнения была взята неинбредная контрольная группа. Инбридинг-депрессия была настолько сильной, что

большинство линий вымирало после одного-двух поколений и ни в одной линии инбридинг нельзя было вести дальше, чем до третьего поколения. Так как степень инбридинг-депрессии зависит от качества племенного материала, очевидно, что при работе с небольшим числом линий и применении твердой системы инбридинга результат будет во многом зависеть от случайностей.

В колледже штата Айова в 1925 г. был поставлен опыт с 23 инбредными и тремя неинбредными (контроль) линиями белых леггорнов. Об этом опыте сообщалось в работах Уотерса и Лемберта (1936), Стефенсона, Вайата и Нордского (1953), а также Мак-Лори и Нордского (1956). В разных линиях степень инбридинга была различной: обычно спаривали полных братьев и сестер или полубратьев и полусестер. В наиболее сильно инбредированных линиях коэффициент инбридинга в 1946 г. достигал 0,85. Это очень большой коэффициент, которому, вероятно, не соответствует истинное уменьшение гетерозиготности. Селекция в линиях происходила на основе выводимости и жизнеспособности цыплят. Однако, несмотря на селекцию, оба эти признака, наряду с величиной тела и яйценоскостью, в ходе опыта ухудшились, правда, в разных линиях по-разному. Каждому проценту возрастания гомозиготности вследствие инбридинга соответствовало снижение яйценоскости на 0,43%. Таким образом, полностью подавить отрицательное влияние инбридинга на жизнеспособность с помощью селекции не удалось. Оценка экономического результата инбридинга показала, что при коэффициенте инбридинга 0,50 издержки производства цыплят и яиц были в $1\frac{1}{2}$ раза больше, чем в неинбредных линиях.

Другой опыт по инбридингу проводился с 1937 г. на экспериментальной станции Миннесота Шоффнером с сотр. (1953). В первую очередь ставилась задача изучить возможность применения инбридинга в качестве звена в работе по улучшению животных. Вначале здесь тоже применялось спаривание братьев и сестер, но в 1941 г. от этой системы отказались, и с тех пор в зависимости от реакции отдельных линий применялся инбридинг разных степеней. Велась непрерывная селекция на яйценоскость, живой вес и жизнеспособность. Все особи, дававшие яйца с низкой выводимостью, выбраковывались. Выбраковка цыплят проводилась в возрасте 8 недель на основе жизнеспособности семейства. До 1950 г. в этих опытах участвовало 9 тыс. несушек с учтенной яйценоскостью и 25 тыс. цыплят. Во многих линиях коэффициент инбридинга доходил до 0,6—0,7. Выводимость яиц уменьшилась на 7,1%, живой вес — на 1,3%, яйценоскость до возраста 500 дней — на 17,1%, вес яиц — на 0,4%, в то время как смертность цыплят увеличилась на 20,8%, а возраст при достижении половой зрелости — на 6,5%. Таким образом, произошло сильное ухудшение тех признаков, из которых складывается общая жизнеспособность, в то время как влияние на размеры тела и вес яиц было относительно незначительным. На каждые 10% возрастания степени инбридинга яйценоскость уменьшалась на 9,3 яйца на несушку, выводимость — на 4,4%, а возраст, в котором птица достигает половой зрелости, увеличился на 6 дней. В 1950 г. степень инбридинга в существовавших еще линиях возросла на 4,8% на одно поколение, а в вымерших линиях — на 8%, что также указывает на то, что с возрастанием степени гомозиготности происходит понижение жизнеспособности. Почти в каждой инбредной линии выпечились такие дефекты, как искривление кия, уродства клюва, «плешивость», расщепление нёба и т. д.

Многие инбредные линии использовались в скрещиваниях, и от некоторых комбинаций были получены хорошие результаты. Шоффнер с сотр. констатировали, что с маленькими инбредными линиями очень трудно работать по твердой системе спариваний, поэтому методы племенной работы должны быть гибкими. Надо искоренять отчасти, где это возможно, самые тяжелые вредные задатки и отчасти компенсировать инбридинг-депрессию селекцией на жизнеспособность. Как только коэффициент инбридинга достигнет 0,375—0,50, надо провести контрольное скрещивание между инбредными линиями.

В Калифорнийском университете в Беркли в 1944 г. был начат опыт

инбридинга с 8 линиями белых леггорнов (Д ю ц г ю н е с, 1950; Ш у л ь ц, 1953). В каждой линии проводилась селекция лишь по одному признаку — либо по среднему весу яиц в ноябре первого года яйцекладки (4 линии), либо по количеству яиц за тот же период (4 линии). По каждому из этих признаков в двух линиях селекция шла в положительном (*H*), а в двух — в отрицательном направлении (*L*). Затем изучались те признаки, по которым селекция не проводилась: средний вес яиц в марте и апреле, живой вес в возрасте 6 недель и 8½ месяцев, а также длина ног с одновременным определением живого веса. Несушки отбирались на основе своих собственных или племя внутри линий использовали только двухлетних несушек; их отбирали по показателям дочерей. В 1946 г. средний коэффициент инбридинга для 8 линий был равен 0,159, в 1948 г. — 0,34, в 1950 — 0,458 и в 1951 — 0,509.

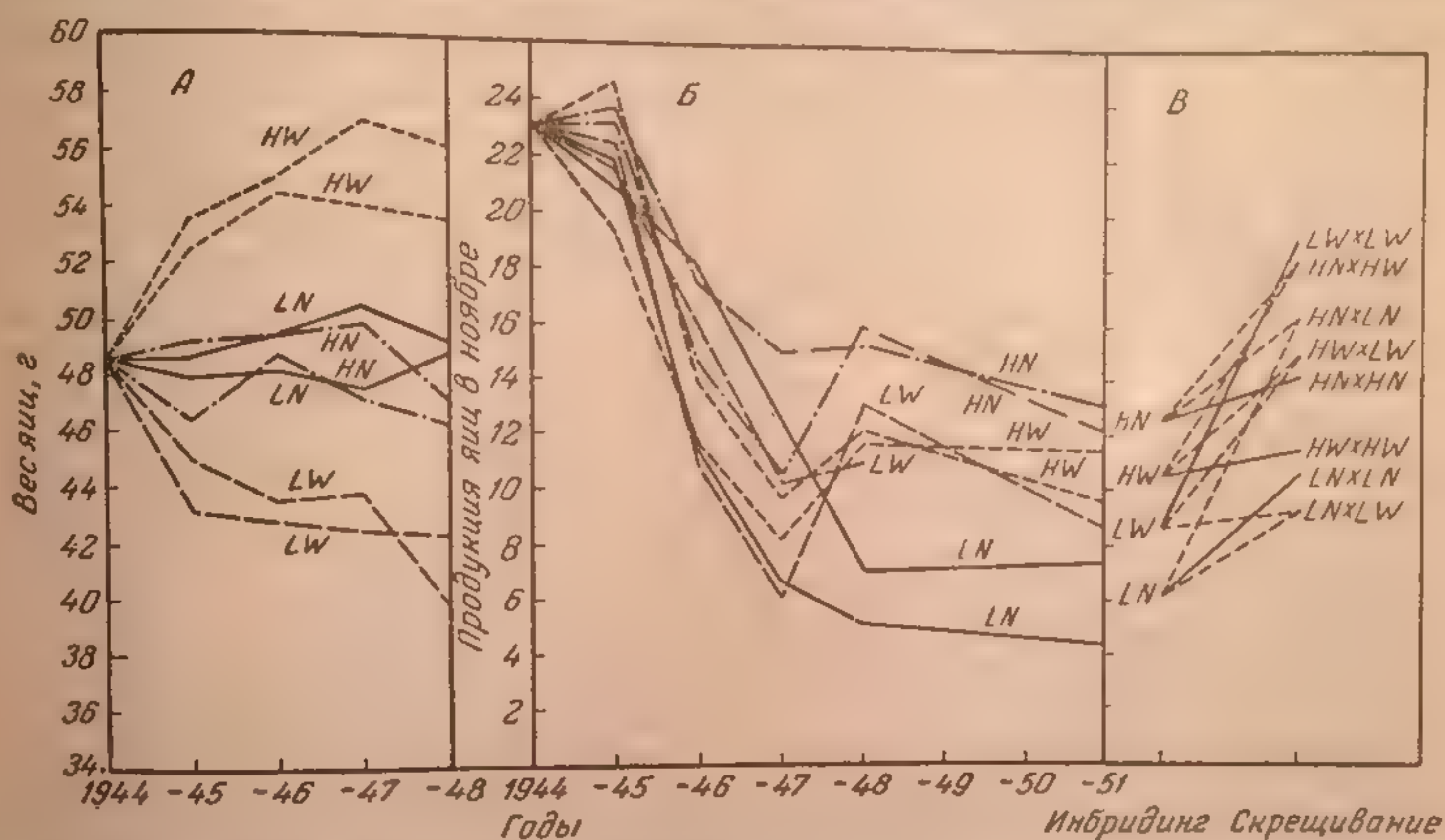


Рис. 155. Действие инбридинга и селекции на вес (А) и продукцию (Б) яиц в ноябре, а также влияние скрещивания между различными инбредными линиями на яйценоскость (В) (по Ш у л ь ц у, 1953).

В 1949—1951 гг. были проведены реципрокные скрещивания между инбредными линиями, селекционированными в одном направлении по одному и тому же признаку. В 1951 г. скрещивали те линии, которые отбирались по одному и тому же признаку, но в противоположном направлении. Контрольной группой служило продуктивное стадо.

Результат опыта представлен на рисунке 155. Отсюда видно, что селекция как на более высокий, так и на более низкий вес яиц, давала в первых трех поколениях быстрое и отчетливое отклонение, но в дальнейшем никаких изменений не происходило (рис. 155, А). В третьем инбредном поколении разница в весе яиц между двумя линиями *H* и двумя линиями *L* составила 12,2 г. Таким образом, в отношении веса яиц инбридинг-депрессия почти не проявлялась. Зато число яиц на несушку во всех линиях снизилось в среднем на 50% в течение первых 3—4 поколений. Здесь инбридинг-депрессия была очень сильной в обоих противоположно направленных вариантах селекции (рис. 155, Б). В последующих поколениях линии дифференцировались по числу яиц в соответствии с направлением селекции. Те линии, которые отбирались на большое число яиц, обнаруживали теперь отчетливое уменьшение веса яиц. Генетическая изменчивость внутри линий, казалось, не уменьшалась с прогрессирующим инбридингом. Вес тела и длина ног, по которым не проводилось непосредственной селекции, обнаружили

тенденцию к изменению в таком же направлении, как изменяется вес яиц на основе корреляции между весом яиц и величиной тела.

Скрещивание между двумя линиями, где проводилась селекция в различных направлениях, дало в среднем лучший результат, чем скрещивание между линиями, где селекция велась в одном направлении. Эффект гетерозиса был очень отчетлив (см. рис. 155, В). Однако лишь одна гибридная группа дала больше яиц, чем контрольная.

Исследование показывает, что внутри инбредных линий селекционный эффект может быть получен по таким количественным свойствам, как вес и число яиц. В изложенном опыте, однако, селекция на число яиц в первых инбредных поколениях была, очевидно, неэффективной, но, начиная с четвертого поколения, она отчетливо проявляется. О том, что известный «скрытый» генетический эффект получают также и в первых поколениях, говорят результаты межлинейных скрещиваний, хотя этот эффект и не мог проявиться вследствие снижения жизнеспособности.

Шульц (1953) считает вероятным, что гомозиготизация внутри линий происходила медленнее, чем о том свидетельствуют вычисленные коэффициенты инбридинга. Внутри линий и между ними действовали три различные силы, а именно инбридинг, искусственный отбор и естественный отбор. Первые две силы нарушают генетическое равновесие популяции и уменьшают эффективность обмена веществ, а также способность особи к размножению. Естественный отбор пытается вернуть популяцию к новому положению равновесия в отношении взаимодействия генов, а также взаимодействия между генотипом и внешней средой. Кажется, будто более гетерозиготные особи обладают лучше сбалансированным генным составом, чем гомозиготные, и что естественный отбор поэтому благоприятствует гетерозиготам за счет гомозигот.

Суммируя, можно сказать, что все опыты по инбридингу, проведенные на курах, привели к значительному вырождению, степень которого в различных инбредных линиях, а также в различных сериях опытов была, разумеется, различной, особенно если масштабы опытов были ограничены. При тесном инбридинге (спаривание полных братья с сестрой), проводившемся в течение нескольких последующих поколений, влияние его на жизнеспособность и яйценоскость было разрушающим. Путем интенсивного инбридинга едва ли можно создать почти полностью гомозиготные линии. Однако вопрос заключается в том, можно ли при умеренном инбридинге и последующем скрещивании инбредных линий вывести таких «гибридных кур», которые были бы настолько лучше тех, что получаются при обычном чистопородном разведении или межпородном скрещивании без предшествующего инбридинга, чтобы окупали затраты на разведение инбредных линий и их испытание в различных комбинациях друг с другом. В США многие частные предприниматели занимаются получением «гибридных» кур из более или менее инбредированных линий. Считается, что «гибридные» куры обладают хорошей яйценоскостью, но не исключена возможность, что такой же хороший материал можно было бы получить более дешевым путем. Выяснением этого вопроса занимаются различные опытные станции.

Мюллер (1952) на сельскохозяйственной опытной станции в Канзасе провел сравнение между находящимися в продаже «гибридными» курами пяти различных комбинаций скрещивания, с одной стороны, внутри породы белый леггорн, и с другой — от скрещивания инбредированных линий леггорн × австралорп, сопоставляя их с помесями от реципрокного скрещивания неинбредированных белых леггорнов с белым плимутроком, а также с помесями белый леггорн × нью-гемпшир. Средняя яйценоскость кур в первый год яйцекладки составляла у коммерческих гибридных кур 236, а у межпородных помесей — 222 яйца. Если в скрещивании использовали петухов белого леггорна, то получали обычно лучший результат, чем при реципрокном скрещивании. В отношении жизнеспособности и качества яиц не удалось обнаружить существенных различий между «гибридными» курами и первым поколением от межпородных скрещиваний.

Подобные исследования провели Я а п с сотр. (1954). Здесь сравнивали чистопородных белых леггорнов и красных род-айландов с гибридными курами, полученными от этих же пород (с предшествующим гибридингом), а также с первыми поколениями помесей от обычных межпородных скрещиваний. В течение 1950—1953 гг. ежегодно производилась выборка 100 молодых яйцекладки число несущихся молодых уменьшилось наполовину. За три года средняя яйценоскость на курицу в день составляла у «гибридных» кур 51%, у межпородных помесей — 48 и у чистопородных кур — 44%. Однако отмечается, что хороший результат «гибридных» кур мог быть обусловлен тем, что петухи инбридированных родительских линий прошли испытания по потомству путем межлинейных скрещиваний. В отношении жизнеспособности, размеров яиц и их качества различий между тремя основными группами не было обнаружено. В более поздних опытах Я а п [100] получил несколько лучший результат от «гибридных» кур: они давали на 38 яиц на несушку больше, а смертность уменьшилась на 7—8% по сравнению с контролем.

Н о к с [100] проводил инбридинг нескольких линий красных род-айландов и белых леггорнов до коэффициента инбридинга 0,6—0,8, а затем испытывал линии путем взаимного скрещивания. Средняя яйценоскость (число яиц) в первом году яйцекладки за период 1946—1954 гг. составила (штук):

| | |
|---|-----|
| красные род-айланды инбридированные | 217 |
| красные род-айланды инбридированные | 163 |
| белые леггорны инбридированные | 212 |
| белые леггорны инбридированные | 185 |

Помеси от скрещивания между инбридированными линиями:

| | |
|--|-----|
| красный род-айланд ♂ × белый леггорн ♀ | 233 |
| белый леггорн ♂ × красный род-айланд ♀ | 258 |

Н о к с считает, что гибридные курочки могут давать на 25—50 яиц больше, чем чистопородные¹.

На английской опытной станции в Ризхет инбридировали пять линий белых леггорнов путем спаривания брата с сестрой, а затем скрещивали их друг с другом (П и з и Д а д л и, 1954). Для сравнения было взято стадо несушек белый леггорн, которые скрещивались с инбридированными, закупленными в другом хозяйстве петухами. Требовалось установить, в каких случаях можно улучшить результаты межлинейного скрещивания — с предва- рительным инбридингом внутри линий или без него. В отношении возраста полового созревания, живого веса и веса яиц скрещивания между инбри- рованными линиями давали скорее более низкие показатели, нежели контрольные животные, смертность была примерно одинаковой, но в отно- шении яйценоскости результаты были явно лучше, хотя в разных линиях по-разному. Наряду с инбридингом проверяли и метод «топкроссов», заклю- чающийся в спаривании инбридированного петуха с инбридированными курочками неродственной линии той же породы. Результат при этом не улуч- шался заметно по сравнению с обычным линейным разведением (К о у л м е н и Я а п, 1954, и др.).

Уже давно известно, что межпородное скрещивание кур дает некоторый эффект гетерозиса, но У о р р е н, вероятно, был первым, кто показал, что при планомерном разведении такой эффект может быть получен и при скре- щивании относительно неродственных линий. Х а т т и К о у л (1952) скрещивали две с улучшенной яйценоскостью линии белых леггорнов, кото- рые в течение 13 лет не скрещивались между собой. Средний коэффициент инбридинга для одной линии составлял 0,13, для другой — 0,08. При скре-

¹ Методическим недостатком этой работы является отсутствие в ней данных о продук- тивности обычных помесей леггорн × род-айланд, родители которых не инбридиро- вались, но прошли такую же тщательную селекцию, как и родители «гибридов». — Прим. ред.

щивании этих линий выводимость яиц повысилась на 5%, живой вес взрослой птицы — примерно на 120 г, а яйценоскость — на 25 яиц на несушку (до возраста 500 дней). Средний вес яиц увеличился на 2,3 г, а средний возраст при снесении первого яйца уменьшился на 5 дней. Хатт и Коул подчеркивали, что такой большой эффект гетерозиса, вероятно, может быть получен при скрещивании различных линий одной и той же породы и что этот метод скрещивания имеет экономическое преимущество перед скрещиванием инбредных линий, если учесть все опасности, которые влечет за собой инбридинг.

Нордског и Гостли (1954) сравнивали в большой серии опытов, проведенной в государственном колледже штата Айовы, по две различающиеся между собой линии кур, принадлежавшие к четырем разным породам — нью-гемпшир, красный род-айланд, полосатый плимутрок и австралорп, а также все типы скрещиваний между ними. Отчетливый эффект гетерозиса проявился в отношении скорости роста до 8-недельного возраста, а именно 4% при межлинейном скрещивании внутри одной породы и 7% при межпородном скрещивании. Процент выводимости был наивысшим, а смертность цыплят — наименьшей при межпородных скрещиваниях, так как обе линии внутри одной породы и их гибриды были почти одинаковыми. За 3 года, в течение которых велись опыты, яйценоскость на одну несушку была на 12% выше при межпородных скрещиваниях и на 10% выше при скрещиваниях между линиями одной породы, чем средняя яйценоскость линий. В отношении живого веса взрослой птицы при скрещиваниях отмечалось повышение на 5% по сравнению с «чистыми» линиями. Напротив, на вес яиц скрещивания не влияли. Этот опыт показывает, следовательно, что на эффект гетерозиса можно рассчитывать и при скрещивании незначительно инбредированных линий в пределах одной породы, несмотря на то, что при межпородном скрещивании этот эффект будет несколько больше.

Проверялись и другие типы скрещиваний. Скаллер (1954) скрещивал белых леггорнов с черными австралорпами и затем в течение пяти поколений проводил переменное скрещивание с исходными «чистыми» породами. В отношении процента выводимости яиц, жизнеспособности цыплят и яйценоскости, помесное потомство имело в среднем лучшие показатели, чем чистопородные родители, а помеси от переменных скрещиваний были по существу равноценны помесам первого поколения.

Фукс и Крюгер (1957) при обычных двухлинейных скрещиваниях и при переменном трехлинейном скрещивании белых леггорнов нашли, что изменчивость веса яиц, живого веса во взрослом состоянии, жизнеспособности и яйценоскости была в F_1 меньше, чем в «чистых» линиях. То же, за исключением живого веса, относится и к поколениям переменных скрещиваний. Вряд ли есть основания ожидать, что изменчивость в F_1 будет больше, чем изменчивость внутри линий или пород, скрещиваемых между собой. Судя по всему, она должна быть, как правило, меньше. Однако при обратном скрещивании можно в общем ожидать известного увеличения изменчивости.

В этой связи следует упомянуть, что, по Шultz и Брайлсу (1953), частота гетерозиготности генов групп крови в некоторых локусах (A и B) при селекции на высокую яйценоскость увеличивалась. Брайлс (1954) нашел, что выводимость яиц при гетерозиготности локуса B была в 1,7 раза выше, чем в случае его гомозиготности. Это указывает, что как в отношении яйценоскости кур, так и в отношении жизнеспособности эмбрионов проявляется эффект гетерозиса (сверхдоминирование) в некоторых локусах генов групп крови. Крюгер с сотр. (1956) скрещивали инбредных петухов породы белый леггорн с неинбредными неродственными им курами той же породы. Инбредные петухи были разделены на две группы, в одной из которых они были гетерозиготными по локусу B , а в другой — гомозиготными. В потомстве гетерозиготных петухов жизнеспособность цыплят была на 2% и яйценоскость — на 5% выше, чем в потомстве гомозиготных петухов.

Свиньи

Мнение о том, что свиньи более чувствительны к инбридингу, чем большинство других видов домашних животных, получило, по-видимому, повсеместное распространение. Уже в 20-х годах нашего века некоторые американские опытные станции начали проводить опыты по инбридингу свиней различных пород: в штате Айова в 1921 г., в Белтсвилле (Министерство сельского хозяйства США) и штате Калифорния в 1922 г., в штате Оклахома в 1923 г. и в штате Миннесота в 1924 г. Сообщения о результатах были различны. В общем инбридинг-депрессия оказалась довольно значительной. В Белтсвилле работали с тремя различными породами — китайско-польской, тэмворс и честерской белой (Мак-Финс сотр., 1931). В двух первых породах велось спаривание полных братьев и сестер. Опыт с польско-китайской породой был прекращен после спаривания полных братьев и сестер до второго поколения из-за низкой плодовитости и высокой смертности поросят. По тем же причинам опыт с тэмворсами был также прекращен на пятом поколении. В честерской белой породе через несколько поколений перешли к менее тесному инбридингу, и одна линия этой породы была позднее использована на опытной станции в штате Висконсин (Крафт, 1953). На опытной станции в штате Оклахома спаривали полубратьев с полусестрами и через восемь поколений достигли коэффициента инбридинга 0,46. Несмотря на отбор по плодовитости и жизнеспособности, качества животных ухудшались (Уилхем и Крафт, 1939). Наилучшие результаты были получены на опытной станции штата Миннесота (Ходгсон, 1935).

Опыт по инбридингу в штате Миннесота начали с семью различными линиями польско-китайских свиней. Четыре линии постепенно вымерли. Величина пометов при рождении уменьшилась в одной инбредной линии с 9,7 до 5,8, в другой — с 9,0 до 6,0, а в третьей — с 9,8 до 5,8 поросят. На одной лишь четвертой линии неблагоприятное влияние инбридинга сказалось слабее. В течение шести поколений спаривания полных братьев и сестер число рожденных поросят на помет снизилось с 10,5 лишь до 8,5. Средний вес при рождении несколько уменьшился с прогрессирующим инбридингом, однако прежде всего повысилась смертность молодняка. Инбредные поросята росли в среднем несколько хуже, чем неинбредные, но между двумя инбредными линиями разница в росте молодняка была незначительной. В одной из линий в восьми следующих друг за другом поколениях проводилось спаривание полных братьев и сестер без заметного вырождения, что соответствовало коэффициенту инбридинга 0,92. Следует упомянуть об одном интересном наблюдении, которое было сделано и в других опытах по инбридингу. Оказалось, что спаривание полных брата и сестры часто очень трудно проводить именно в первых инбредных поколениях. Хряки, которые охотно идут в случку с неродственными матками, отказываются от случки со своими родными сестрами даже после изоляции их в течение шести месяцев. Обработка ароматическими веществами оказалась бесполезной. Однако некоторые хряки не отказывались от случки со своими сестрами. Сообщалось также о выщеплении различных типов права. Так, одна инбредная линия характеризовалась ясно выраженной апатией, а другая — диким темпераментом.

В 1937 г. в Государственном колледже штата Айова Министерство сельского хозяйства США организовало «Областную лабораторию свиноводства». Лаборатория не проводит собственных опытов по разведению, а видит свою задачу в том, чтобы координировать деятельность опытных станций некоторых из десяти штатов и тем самым лучше использовать имеющиеся вспомогательные средства. Цель работы (Крафт, 1953): создание методики контроля продуктивности, племенного разведения и селекции, изучение роли инбридинга и межлинейного скрещивания в улучшении пород свиней, накопление знаний о генетическом эффекте инбридинга и о наследовании признаков, а также доказательство ценности и применимости полученных знаний для практического животноводства. В 1956 г. под руководством лаборатории

проводились опыты, в которых было получено около 20 тыс. пометов поросят и проверено свыше 100 инбредных линий семи различных пород.

На отдельных опытных станциях применялись различные методы инбридинга. Так, инбридинг по известной схеме, применявшийся Лашем на опытной станции в штате Айова, отличался тем, что учитывалась реакция линий и давалась возможность в то же время вести селекцию.

В Государственном колледже штата Айова проверяли действие трех различных степеней инбридинга. Уже в 1930 г. начали выращивать линию польско-китайских свиней, где ежегодно использовали четырех хряков и около 40 свиноматок. Вычисляли, что тем самым гетерозиготность уменьшалась на 3—4% в поколение. Затем имели три линии с двумя хряками на 20 свиноматок в каждой, где можно было ожидать уменьшения гетерозиготности на 6—7% в поколение. Началось выведение восьми линий с одним хряком и десятью матками в каждой, и в этом случае уменьшение гетерозиготности должно было составить 13—14% на поколение. Датские ландрасы, происходящие от двух хряков и трех маток (импортированы в 1934 г.), размножались с 1937 г. как линии двух хряков. В более крупных линиях каждый хряк спаривался с группой наименее родственных маток. Если более тесный инбридинг давал плохие результаты, то на племя использовалось потомство родителей, состоящих в более отдаленном родстве. Если сравнить конечный результат, то различия между системами разведения, где применялся инбридинг различной степени, оказались не так велики, как это можно было ожидать. Не очень тесный инбридинг требовал большего количества животных в каждой линии и более длительного времени, прежде чем линии можно было проверить взаимным скрещиванием. Хейзел и Лаш (1948) полагают, что наиболее эффективно начинать работу с большим числом маленьких линий, внутри которых в течение нескольких поколений проводится тесный инбридинг. При этом некоторые линии вымирают вследствие инбридинг-депрессии. Отбор проводится главным образом между линиями. Если коэффициент инбридинга в линиях достигает 0,375, то их можно проверять взаимным скрещиванием.

Винтерс с сотр. (1947) с помощью своего гибкого метода инбридинга вывели много линий свиней польско-китайской породы, в которых коэффициент инбридинга был доведен до 0,25—0,33 без сколько-нибудь заметной потери жизнеспособности. При осторожном инбридинге с помощью селекции, проводившейся на плодовитость, жизнеспособность и скорость роста, некоторые из линий удалось улучшить. Винтерс полагает, что в качестве исходного материала для инбридинга особенно пригодны помеси от межпородного скрещивания. Применяв такие скрещивания с последующим инбридингом, он вывел несколько новых пород, получивших относительно большое распространение.

Данные опытов по инбридингу свиней по существу совпадают с данными опытов на курах. Выщепляются некоторые уродства и дефекты, например паховая грыжа, заячья губа, гемофилия (не связанная с полом) и т. д., но, пожалуй, в меньшем масштабе, чем можно было ожидать. Напротив, снижение общей жизнеспособности животных было очень заметным, величина пометов при рождении уменьшилась, и увеличилась смертность молодняка. Вследствие инбредного вырождения пришлось выбраковать около половины линий как непригодные для дальнейшего разведения. Сквайерс с сотр. (1953) при сравнении инбредных линий и помесей от скрещивания между ними нашли, что помесные свинки достигали половой зрелости в среднем на 30 дней раньше, чем инбредные. Кроме того, во время течки у них овулировало на 0,81 яйцеклетки больше и через 25 дней после зачатия они имели на 1,85 плода больше, чем инбредные животные. Выяснилось, что величина пометов при рождении зависела примерно в одинаковой мере от генотипа матери и плодов. Вследствие этого лучший результат в отношении величины помета был получен при обратном скрещивании на матерей F_1 . Полная стерильность встречается чаще среди инбредированных животных, они развивались

медленнее и в большинстве опытов имели большую тенденцию к высокопороку, чем «гибридные» животные. Х а у з е р с сотр. (1952) сравнили 43 хряков из межлинейного скрещивания с 41 хряком того же возраста из инбредных линий, использованных при скрещивании, и нашли, что живой вес у первых был на 28%, а вес семенников на 30% выше, чем у инбредных хряков. По некоторым морфологическим признакам изменчивость в линиях уменьшалась. Напротив, в отношении таких признаков, как плодовитость животных и смертность молодняка, на которые наиболее сильно влиял естественный отбор, изменчивость проявляла тенденцию к возрастанию.

В научно-исследовательской организации по разведению животных в Эдинбурге в 1950 г. начали проводить широко задуманный опыт по инбридингу свиней, результаты которого были вскоре опубликованы (Б и ш о п, 1957).

Чтобы располагать большим исходным материалом, в разных хозяйствах были закуплены супоросные свинки крупной белой английской и уэссекской пород. Среди потомства, полученного от этих свиноматок, проводили спаривание полных братьев и сестер, при условии, что при отъеме в помете было не меньше шести хорошо развитых поросят (хрячков и свинок). Таким образом было получено 88 инбредных линий. Целью работы было размножение линий в течение двух-трех поколений при повторном спаривании полных братьев с сестрой, а затем, с одной стороны, испытание этих линий путем межлинейного скрещивания, а с другой — продолжение более отдаленного родственного разведения. Непрерывная селекция велась по величине пометов и весу поросят при отъеме и отчасти по весу отдельных поросят в возрасте 180 дней. С начала опыта было выбраковано 68 линий. По причине рецессивных или предполагаемых рецессивных дефектов, таких, как закрученный хвост, дефекты скелета, паховая грыжа, гермафродитизм и т. д., было выбраковано лишь восемь линий. По мнению Д о н а л д а (1955), выщепление особей с тем или иным дефектом в первых двух инбредных поколениях было примерно вдвое больше, чем в неинбредном материале (9,4 по сравнению с 4,4%). Выбраковка линий и особей была обусловлена главным образом низкой плодовитостью, а также плохим ростом и самочувствием растущего молодняка. В таблице 3 (по Б и ш о п у, 1957) представлены результаты инбридинга крупной белой породы и влияние его на важнейшие признаки.

Таблица 3

| | Степень инбридинга помета, % | Количество пометов | Рождение | | Отъем | | Вес в возрасте 180 дней |
|---|------------------------------|--------------------|---------------|-----------------|---------------|-----------------|-------------------------|
| | | | число поросят | средний вес, кг | число поросят | средний вес, кг | |
| Неинбредные | 0 | 123 | 10,3 | 1,18 | 7,9 | 16,4 | 87,8 |
| F ₁ (мать неинбредная) | 25 | 142 | 9,7 | 1,18 | 7,3 | 15,7 | 82,2 |
| F ₂ (мать инбредная) | 25—38 | 139 | 9,9 | 1,18 | 7,3 | 15,0 | 74,3 |
| Линия S | 25—48 | 29 | 8,7 | 1,13 | 6,0 | 15,1 | 75,5 |
| Линия P | 40—50 | 50 | 8,3 | 1,08 | 6,3 | 15,7 | 78,3 |
| Линия Y | 47—53 | 53 | 10,1 | 1,08 | 6,6 | 12,4 | 73,8 |

Уже в первом поколении, где спаривали полных братьев с сестрой, матерей которых не была инбредной, величина помета уменьшилась, смертность поросят повысилась, а рост выживших поросят замедлился. В следующем инбредном поколении результат еще более ухудшился, что отчасти обусловлено тем, что инбредные свиноматки являются худшими матерями, чем неинбредные. Влияние инбридинга на различные линии, как обычно, было неодинаковым. Так, в линии Y величина пометов уменьшилась лишь незначительно, тогда как жизнеспособность и рост поросят в этой линии были особенно плохими. В отношении качества мяса не удалось установить общего ухудшения.

Вряд ли можно ожидать, что инбредные линии как таковые смогут найти преимущественное применение в продуктивном животноводстве. Ценность их будет определяться их поведением в скрещивании. В США проверяли, с одной стороны, скрещивания между инбредными линиями одной и той же породы (incross) и инбредными линиями различных пород (incrossbreed), а с другой — скрещивания инбредных хряков с неродственными, неинбредными матками (topcross). Кроме того, за последние годы начали проверять эффект реципрокной повторной селекции (см. ниже).

Испытание инбредных линий путем скрещивания их друг с другом довольно трудно осуществить на практике. Например, если имеется 10 (m) инбредных линий, то скрещивание их можно провести 45 различными способами $[0,5 m (m-1)]$, при реципрокном скрещивании это число удваивается.



Рис. 156. Показатели потомства неинбредированной линии дюрокских свиней, а также потомства от скрещивания двух и трех инбредных линий той же породы и топкроссов (от спаривания неинбредных дюрокских маток с инбредными хряками) (по Крафту, 1953).

Чтобы не допустить слишком большого случайного влияния на результат, нужно из каждой линии использовать много хряков, а каждого хряка проверять на нескольких свиноматках. Если находят такие линии, которые хорошо сочетаются друг с другом при скрещивании, то нужно их размножить дальше и по возможности улучшить приобретенные ими признаки. В результате этой работа приобретает такой огромный масштаб.

Как на пример результатов межлинейного скрещивания можно сослаться на рисунок 156, где приведена диаграмма, построенная на основе материала опытной станции в Огайо (около 200 пометов). Здесь сравниваются неинбредная линия породы дюрок с помесью от двух- и трехлинейного скрещивания свиней той же породы, а также результат спаривания инбредных хряков другой породы с неинбредными свиноматками породы дюрок. В диаграмме даны средние показатели трех групп по величине помета при рождении и отъеме, а также вес помета при отъеме и в возрасте 180 дней. Двухлинейное скрещивание не достигает уровня контрольных групп, но при трехлинейном скрещивании результаты получаются немного лучше, чем у контрольных животных. Однако самый лучший результат был получен при скрещивании свиноматок породы дюрок с инбредным хряком другой породы. Возможно, что материал в этом последнем скрещивании 1950 г. не полностью сравним с материалом межлинейных скрещиваний в пределах одной породы, относящихся к периоду 1942—1950 гг.

Если сравнить межлинейных «гибридов» с самими инбредными линиями, то можно отметить довольно значительный эффект гетерозиса, который выражается обычно в увеличении числа поросят в помете до 20% при рождении

Испытание инбредных линий путем скрещивания их друг с другом довольно трудно осуществить на практике. Например, если имеется 10 (m) инбредных линий, то скрещивание их можно провести 45 различными способами $[0,5 m (m-1)]$, при реципрокном скрещивании это число удваивается.



Рис. 156. Показатели потомства неинбредированной линии дюрокских свиней, а также потомства от скрещивания двух и трех инбредных линий той же породы и топкроссов (от спаривания неинбредных дюрокских маток с инбредными хряками) (по Крафт у, 1953).

Чтобы не допустить слишком большого случайного влияния на результат, нужно из каждой линии использовать много хряков, а каждого хряка проверять на нескольких свиноматках. Если находят такие линии, которые хорошо сочетаются друг с другом при скрещивании, то нужно их размножить дальше и по возможности улучшить приобретенные ими признаки. В результате этой работа приобретает такой характер.

и до 40% при отъеме. Скорость роста увеличилась на 10—30%. Трехлинейные скрещивания, когда свиноматки происходили от двухлинейного скрещивания, а хряки принадлежали к третьей инбредной линии, дали несколько лучший результат, чем двухлинейные скрещивания. Выяснилось, что помесные матки оказались лучшими матерями, чем инбредные. После отъема привесы потомства от двух- и трехлинейного скрещивания были примерно одинаковыми. Чем более неродственными были эти линии, тем больше был эффект гетерозиса. Скрещивания между инбредными линиями различных пород дали лучший результат, чем линейные скрещивания в пределах одной породы. Проверялось также ротационное скрещивание инбредированных линий трех или четырех различных пород. В и н т е р с (1952) проводил ротационное скрещивание трех инбредированных линий в течение семи поколений и выяснил, что от одного поколения к другому результат был сходным и что признаки, по которым шел отбор, улучшились на 12—20%. Существует такое мнение, что селекция на повышенную жизнеспособность, которая велась в инбредных линиях, но там могла не дать видимого результата, имела положительное значение при межлинейном скрещивании. Для примера приведем результаты ротационного скрещивания четырех инбредных линий в пределах одной и нескольких пород на экспериментальной станции штата Южная Дакота (табл. 4, по К р а ф т у, 1953). Для сравнения даны результаты контрольной группы (неинбредная линия польско-китайской породы), содержащейся в тех же условиях.

Таблица 4

| | Четырехлинейное ротационное скрещивание инбредных линий | | Неинбредная линия польско-китайских свиней (контроль) |
|-------------------------------|---|--------------|---|
| | в пределах польско-китайской породы | разных пород | |
| Количество опоросов | 33 | 39 | 33 |
| Количество поросят в помете: | | | |
| при рождении | 7,5 | 9,0 | 6,3 |
| при отъеме | 5,5 | 6,9 | 4,3 |
| Средний вес поросенка, кг: | | | |
| при рождении | 1,2 | 1,3 | 1,2 |
| при отъеме | 13,0 | 14,5 | 13,3 |
| в возрасте 154 дней | 64,5 | 71,0 | 65,6 |

Как видим, различия между группами оказались относительно малы, однако они указывают на то, что линейные «гибриды» в пределах польско-китайской породы по меньшей мере равноценны неинбредному контролю, в то время как скрещивание инбредных линий различных пород давало лучший результат.

Далее сравнивались результаты скрещивания инбредных и неинбредных хряков с неродственными, неинбредными свиноматками той же или различных пород (топкросс). Б р е д ф о р д с сотр. (1958) испытывали инбредные линии при скрещивании между собой и с неродственными им линиями. Последний тип скрещивания охватил 1648 пометов и проводился в 93 различных стадах в течение восьми лет. При межлинейном скрещивании вновь возникла жизнеспособность, утраченная при инбридинге. Никакого улучшения по сравнению с неинбредным контрольным материалом не было отмечено. Если инбредные хряки (главным образом ландрасы) спаривались с неродственными им неинбредными матками, то их потомство в 5-месячном возрасте имело значительно больший вес, чем контрольные животные, а женские особи давали большие пометы с более высоким весом в 5-месячном возрасте. Хряки давали большие пометы с более высоким весом в 5-месячном возрасте. Хряки F_1 от двухлинейного скрещивания давали при топкроссах лучший результат, чем инбредные животные.

В рассмотренных нами ранее английских опытах использовались инбредные хряки и, согласно полученным данным, с хорошим результатом (Биншоп, 1957). Однако доказательств того, что этот метод разведения дает лучшие результаты, чем обычное чистопородное разведение, до сих пор нет. Межпородное скрещивание без предшествующего инбридинга испытывалось в большом масштабе. В Государственном колледже штата Айова Лаш с сотр. (1940) провели ряд опытов по скрещиванию польско-китайской породы с породой дюрок, причем использованные в опыте двойные спаривания приводили к уменьшению влияния изменчивости окружающей среды до минимума. Чистопородные польско-китайские свиноматки спаривались в одну и ту же охоту с хряком своей породы и хряком породы дюрок. Чистопородных поросят можно легко различить по окраске. Позднее в опыт была включена еще третья порода — йоркширская. Среднее было вычислено из опубликованных Лашем данных (Лаш с сотр., 1940) (см. табл. 5). Фигурные скобки указывают на то, что сравнение проводилось внутри пометов.

Таблица 5

(По Лашу с сотр., 1940)

| | Число рожденных поросят | Вес при рождении, кг | Отъем | | Выращено до живого веса 100 кг | |
|---|-------------------------|----------------------|--------------------------|-----------------|--------------------------------|---------------------|
| | | | процент выживших поросят | средний вес, кг | голов | суточный привес, кг |
| 1. { Польско-китайская . . . | 61 | 1,26 | 60,7 | 15,1 | 32 | 0,59 |
| F_1 дюрок × польско-китайская | 89 | 1,28 | 68,5 | 17,6 | 40 | 0,63 |
| 2. { Дюрок | 93 | 1,36 | 52,7 | 15,2 | 23 | 0,57 |
| F_1 польско-китайская × | | | | | | |
| × дюрок | 49 | 1,61 | 75,5 | 17,5 | 13 | 0,66 |
| 3. { Польско-китайская . . . | 9 | 1,17 | 66,7 | 11,2 | — | — |
| F_1 йоркшир × польско-китайская | 35 | 1,26 | 77,1 | 16,5 | 4 | 0,63 |
| 4. { Дюрок | 11 | 1,25 | 72,7 | 16,7 | 7 | 0,66 |
| F_1 йоркшир × дюрок . . . | 15 | 1,20 | 80,0 | 16,2 | 8 | 0,57 |
| Обратное скрещивание | | | | | | |
| F_1 × польско-китайская | 52 | 1,31 | 86,5 | 16,7 | 37 | 0,59 |
| Трехпородные помеси | 106 | 1,32 | 81,1 | 17,4 | 16 | 0,71 |

Помесные поросята обнаружили меньшую смертность и более быстрый рост, особенно перед отъемом, чем чистопородные.

На опытной станции штата Миннесота Винтерс с сотр. (1935) скрещивали польско-китайских, честерских белых и дюрокских свиней и получили следующие результаты.

Таблица 6

| | Число маток | Число поросят | Число мертворожденных поросят в помете | Средний вес поросят при рождении, кг | Число поросят при отъеме | Вес помета при отъеме, кг |
|---|-------------|---------------|--|--------------------------------------|--------------------------|---------------------------|
| Чистопородные животные | 76 | 9,41 | 1,15 | 1,15 | 5,54 | 69,8 |
| Пометы F_1 | 45 | 9,78 | 0,56 | 1,17 | 5,95 | 88,2 |
| Трехпородные помеси | 24 | 10,21 | 0,33 | 1,16 | 7,71 | 114,3 |
| Помеси от обратного скрещивания | 16 | 8,44 | 0,31 | 1,31 | 6,25 | 101,3 |

Здесь особенно хороший результат был получен при трехпородном скрещивании, а также при обратном скрещивании женских особей F_1

с хряками одной из родительских пород. Те признаки, по которым в опытах В и н т е р с а велась селекция (число поросят в помете при рождении и отъеме, живой вес в возрасте 180 дней, расход корма на 100 кг привеса и качество мяса), по сравнению с родительскими породами улучшились в F_1 на 6,3%, при обратном скрещивании — на 7,5% и трехпородном скрещивании — на 11,7% (В и н т е р с, 1952). Для использования гетерозиса помесей при последующем разведении В и н т е р с особо рекомендует ротационное (переменное) скрещивание.

Л а ш с сотр. (1940) писали, что, хотя в каждом отдельном опыте по скрещиванию не было обнаружено заметного преимущества метода скрещивания перед чистопородным разведением, однако суммированные данные опытов обладают большой убедительностью. При межпородном скрещивании можно ожидать получения известного эффекта гетерозиса в отношении величины помета, жизнеспособности поросят и скорости роста, даже если этот эффект и не очень велик. Не все породы одинаково пригодны для скрещивания друг с другом. То же относится и к различным линиям внутри породы. Поэтому, прежде чем рекомендовать скрещивание как метод разведения для применения в большом масштабе на практике, следует провести опытные скрещивания.

Крупный рогатый скот

При выведении большинства наших современных пород крупного рогатого скота применялся инбридинг большей или меньшей степени. Эпоха выведения новых пород была начата во второй половине XVII в. англичанином Р о б е р т о м Б э к в е л л о м. Он закупил самых лучших племенных животных и спаривал их между собой. Далее, для консолидации желательных признаков наряду с селекцией проводился инбридинг. Таким путем был выведен длиннорогий скот, лейстерская овца и новая лейстерская свинья. Работа Б э к в е л л а была продолжена братьями К о л л и н г, которые вывели знаменитую шортгорнскую породу. Когда в 1810 г. стадо Ч а р л з а К о л л и н г а было продано, Томас Б е й т с приобрел корову Дюшес 1 из потомства сильно инбредированного быка Комет. Р а й т (1923), а также Р а й т и М а к-Ф и (1925) проанализировали таблицу предков шортгорнской породы, начиная с этого момента и до 20-х годов XX в. Коэффициент инбридинга Комета составлял 0,46, а Дюшес 1—0,41, и эту степень инбридинга Томас Б е й т с сохранил в своем стаде в течение сорокалетней, охватившей 8 поколений, работы. Семейство коровы Дюшес представляет собой «высшую аристократическую фамилию» в животноводстве всего мира. Однако эта «аристократичность» сопровождалась низкой плодовитостью, что послужило причиной элиминации его естественным отбором. Средний коэффициент инбридинга шортгорнской породы в 1810 г. составлял примерно 0,2, а затем медленно увеличился до 0,25 в 70-х годах XIX в., сохранившись впоследствии до 1920 г. Исследования, проведенные на других породах, показали значительно менее высокие коэффициенты инбридинга; например, для бурого швицкого скота, вычисленный К у т з а л о м (1954), и джерсейского — С т ю а р т о м (1954) (Новая Зеландия). По-видимому, шортгорнская порода в период своего выведения была наиболее сильно инбредированной из всех ныне существующих пород крупного рогатого скота.

Однако с крупным рогатым скотом не проводился такой инбридинг, как со свиньями и курами до образования сильно огомозиготенных линий, которые затем проверялись во взаимном скрещивании. Целью инбредирования крупного рогатого скота было изучение возможностей улучшающей работы с породой при сочетании инбридинга и селекции. Все опыты подобного рода проводились в США, например в Белтсвилле (Министерство сельского хозяйства США), а также на экспериментальных станциях в Девисе (штат Калифорния), Эймсе (штат Айова) и Медисоне (штат Висконсин).

В Белтсвилле с черно-пестрым (голландо-фризским) быком спаривали коров смешанного происхождения. Затем проводили «обратное» скрещивание дочерей на отцов и впоследствии на сыновей, внуков и т. д. этих быков, пока это было возможным. По этой же схеме был начат опыт и с герисейскими коровами, но вскоре вынуждены были его прекратить из-за повальных выкидышей. При спаривании герисейских быков с их дочерьми получалось выщепление «бульдожьих телят» (рецессивная ахондроплазия), но при использовании черно-пестрых быков простые менделирующие летальные гены не обнаруживались. Инбредное вырождение было очень заметным в отношении таких признаков, как рост, жизнеспособность, способность к размножению и молочность. При коэффициенте инбридинга 0,50 вес новорожденных телят уменьшился примерно на 20%, а вес взрослых коров — на 10%. Смертность среди инбредных телят была примерно вдвое больше, чем среди неинбредных. Было отмечено также, что эндокринные железы (гипофиз, паращитовидная и поджелудочная железы) уменьшились в весе. Инбредные животные были более вялыми, менее подвижными, отличались также и внешним видом, например висячими ушами, слипшимся волосом и т. д. Связь между степенью инбридинга и молочной продуктивностью демонстрируется в таблице 7 (по С у и т т у с сотр., 1949).

Таблица 7

| Степень инбридинга | Число коров | Средняя продуктивность | |
|--------------------------------|-------------|------------------------------------|---|
| | | продукция молочного жира, кг | в % по отноше- нию к неинбред- ным живот- ным (100%) |
| Неинбредные животные | 21 | 207 | 100,0 |
| 0,10—0,29 | 15 | 210 | 101,4 |
| 0,30—0,49 | 24 | 192 | 93,0 |
| 0,50—0,69 | 6 | 171 | 82,6 |

Коэффициент корреляции между степенью инбридинга и продуктивностью за лактационный период составлял по количеству молока — 0,26, а по количеству молочного жира — 0,34. Авторы опыта в заключение сообщают, что, несмотря на то что при спаривании выдающегося быка с его собственными дочерьми во многих случаях можно получить хороший результат, владельцам скота следует все же избегать инбридинга, так как непрерывный инбридинг почти наверняка приводит к тяжелым последствиям.

В Девисе велся инбридинг с джерсейским (с 1918 г.) и черно-пестрым скотом (с 1928 г.); в обоих случаях инбридинг был умеренным и проводился по гибкой системе. Внутри джерсейского материала выщепился ряд рецессивных дефектов, смертность телят увеличилась, а величина тела уменьшилась (Р и г е н и др., 1947). В сообщении об опыте с черно-пестрым скотом (Л е й б е н с сотр., 1955) приводится продуктивность 164 коров, дочерей 22 быков. При сравнении дочерей этих быков, то есть «внутри быков», выяснилось, что на каждый процент возрастания степени инбридинга уменьшение надоя за лактационный период составило в среднем 94 кг. При спаривании 21 коровы с коэффициентом инбридинга 0,375 и выше с неродственным быком продуктивность дочерей оказалась в среднем на 2950 кг выше, чем у матерей. Инбридинг вызывал значительное понижение продуктивности, несмотря на отбор по высокой продуктивности. Содержание жира в молоке несколько повышалось с возрастанием степени инбридинга, по-видимому, как прямое следствие снижения молочности.

Отчет об опыте, начатом в Айове в 1930 г., охватывает период до 1955 г. (К р о с и г и Л а ш, 1958). Был собран материал по продуктивности 534 коров, дочерей 69 разных быков. Коэффициент инбридинга доходил до 0,34, а в среднем для коров, находившихся в стаде в 1945 г., составлял

0,118. Молочность уменьшалась в среднем на $24,3 \pm 7,7$ кг на каждый процент возрастания степени инбридинга и в первую лактацию несколько больше, чем в последующие. Предполагают, что это обусловлено более поздним общим развитием инбредных быков. На жирномолочность степень инбридинга не оказывала никакого влияния. Кросиг и Лаш отмечают, что стадо умеренных размеров можно держать закрытым и степень инбридинга при этом не будет особенно высокой.

Из Висконсина мы имеем пока что сообщения только о схеме опыта [100]. На опыт поставлено большое стадо черно-пестрого скота, состоявшее вначале из многих групп полубратьев и полусестер от 16—20 дочерей каждого быка. Половина из них спаривалась с отцом или полубратом, а остальные — с неродственным быком. Для получения следующего отела первая группа спаривалась с неродственным быком, а вторая — с отцом или полубратом и т. д. Благодаря проведению подбора родительских пар по этой схеме в течение нескольких поколений были получены инбредные линии, которые позднее испытывались в скрещивании друг с другом. Инбредные и неинбредные быки использовались также на искусственном осеменении и в частных хозяйствах вне опытной станции. Таким образом, здесь была возможность сравнить инбридинг, линейное скрещивание, топкросс и неинбредный контрольный материал между собой. Оказалось, что инбридинг обуславливает уменьшение размеров животного, что особенно проявляется на ранних стадиях развития; у взрослых животных это различие относительно невелико.

Влияние инбридинга изучалось также на животных, принадлежащих частным хозяйствам. Тайлер с сотр. (1949) нашли, что в трех стадах черно-пестрого скота с каждым процентом возрастания степени инбридинга происходило снижение молочной продуктивности на 33 кг по сравнению с неинбредными животными. Робертсон (1954) провел подобное исследование британского черно-пестрого скота и отметил, что коровы, полученные от спаривания отец \times дочь, давали по первой лактации в среднем на 450 кг молока меньше, чем их неинбредные полусестры от тех же отцов. Возраст при отеле и содержание жира в молоке были одинаковыми в обеих группах. Проведя сравнение с неродственными первотелками того же стада, Робертсон делает вывод, что спаривание отец \times дочь обусловило снижение молочности на 333 кг, что составляет 8% от продуктивности сравняемого материала. Неинбредированные дочери соответствующих быков дают больше молока, чем их сверстницы по стаду, хотя использовавшиеся в родственных спариваниях быки имели лучшие задатки молочности, чем другие быки того же стада. В отношении плодовитости можно сказать, что Хоук (1955) обнаружил у инбредных коров более высокую эмбриональную смертность — 28,4% по сравнению с 19,2% у неинбредных. Эмбриональная смертность определялась на основании диагноза стельности и затянувшегося интервала между точками.

Скрещивания между умеренно инбредированными линиями были начаты лишь недавно, и, следовательно, сообщений о результатах еще нет. Однако скрещивания между разными породами уже анализировались. Наиболее известен из них опыт, проведенный в Белтсвилле, по скрещиванию черно-пестрого скота с джерсейским, гернсейским и красным датским¹. Анализировалось также трехпородное скрещивание, где женские особи F_1 спаривались с быками не той породы, к которой принадлежали родители. Для скрещиваний использовались испытанные по потомству быки, которые хорошо передавали по наследству своим дочерям задатки высокой продуктивности. Женские особи были получены из федеральных опытных хозяйств, где в течение ряда лет проводился контроль продуктивности. Таким образом, исходный материал состоял не из «выборки» соответствующих пород, а пред-

¹ Отчет об этом опыте издан на русском языке. См. Форман и др. Опыт скрещивания молочного скота. Сельхозиздат, 1962.— Прим. ред.

положительно из тех животных, которых владельцы подбирали для скрещивания. Ко времени появления отчета опыт не был еще закончен, но уже имелись данные за 120 лактаций от коров F_1 и 115 лактаций от коров из трехпородного скрещивания. Позднее анализировались также четырехпородные ротационные скрещивания. Продуктивность коров по первой лактации приводится в таблице 8. Кормление и содержание во всех группах были одинаковыми. Средний возраст при отеле у исходных пород составлял 2 года и 6 месяцев, а у помесей — 2 года и 2 месяца (у помесей от четырехпородного скрещивания — 2 года и 3 месяца).

Таблица 8

(По Форману с сотр., 1954 и [100])

| | Число коров | Средняя продуктивность за первую лактацию | | |
|----------------------------------|-------------|---|--------------------|------------------------------|
| | | удой, кг | содержание жира, % | продукция молочного жира, кг |
| Исходный материал | 55 | 4781 | 4,55 | 206 |
| F_1 | 55 | 5915 | 4,53 | 266 |
| Трехпородные помеси | 58 | 6061 | 4,44 | 267 |
| Четырехпородные помеси | 23 | 5977 | 4,58 | 272 |

Более высокая продуктивность помесей по сравнению с исходным материалом не может быть просто объяснена скрещиванием, так как при использовании в чистопородном разведении оцененных по потомству быков также можно было ожидать более высокой продуктивности. Из таблицы следует, что помеси от трех- и четырехпородного скрещивания зарекомендовали себя хорошо. Следует упомянуть также, что они обнаружили значительно меньшую изменчивость, чем исходный материал. Коэффициент вариации молочной продуктивности «в пределах породы» составил за лактационный период 24, для коров F_1 —12,9, а для помесей от трехпородного скрещивания—17,5. Таким образом, помесные коровы могут быть вполне использованы на племя.

На опытной станции в Пэрдью (штат Индиана) скрещивали красную датскую, красную комолую и шортгорнскую породы, а в Майлз Сити (штат Монтана) проводили двух- и трехпородные скрещивания между мясными породами шортгорн, герефорд и абердин-ангус. В последнем случае был получен отчетливый эффект гетерозиса как в отношении числа телят на 100 оплодотворенных коров, так и в отношении скорости роста [100].

В настоящее время в Великобритании научно-исследовательская организация по разведению животных (Эдинбург) проводит опытное скрещивание молочных пород черно-пестрого, айрширского и джерсейского скота. Прилагают все усилия к тому, чтобы получить сравнимый материал как в отношении коров, так и быков. Чистопородные и помесные животные выращиваются в одинаковых условиях. Результаты опыта еще не публиковались.

Шмидт (1948) сообщал об опыте, проведенном в Думмерсторфе, где скрещивали четырех джерсейских быков с черно-пестрыми коровами. Сравнение 12 черно-пестрых и 19 джерсейских коров с 12 коровами F_1 показало, что последние приближались к черно-пестрым по молочности, а по жирномолочности были ближе всего к джерсейским. В связи с этим продукция молочного жира у животных F_1 была выше, чем у черно-пестрого и джерсейского скота. Однако эти данные не позволяют сделать какие-либо выводы как из-за ограниченности материала, так и вследствие того, что достоверность различий по средним показателям не была проанализирована.

В 1928 г. в Швеции после 30 лет обособленного разведения произошло объединение шведского айрширского и красно-пестрого скота, имеющих общее происхождение, в одну породу. Несколько позднее был проведен анализ результатов (Ноганссон, 1939). Представители родительских пород и продукты скрещивания (F_1) сравнивались между собой в пределах одного

стада. При этом обнаружилось, что продукция молока и молочного жира у коров F_1 была примерно на 5% выше, чем у сравниваемых особей родительских пород, то есть отчетливо проявился эффект гетерозиса. Процент коров много выше, чем у обеих чистых пород (Коркман и Льюнг-сторп, 1957).

Выводы

На основании данных опытов по инбридингу и скрещиванию домашних животных можно сделать следующие выводы.

Тесный инбридинг, повторяемый на протяжении нескольких поколений, обуславливает значительную депрессию, которая в первую очередь затрагивает признаки, определяющие жизнеспособность животных, как плодовитость, пре- и постнатальная смертность, а также сопротивляемость неблагоприятным влияниям условий внешней среды. Выщепление морфологических и физиологических дефектов, вызываемое наличием летальных и сублетальных генов, увеличивается, но оно играет далеко не такую же роль, как снижение общей жизнеспособности. Величина тела также проявляет тенденцию к уменьшению. Некоторые количественные признаки, такие, как жирномолочность коров, величина яиц домашней птицы, испытывают лишь незначительное влияние инбридинга. Степень инбридинг-депрессии зависит от генетической конституции исходного материала и от интенсивности инбридинга. И при умеренном инбридинге, например при спаривании полубрата с полусестрой или двоюродного брата с сестрой в одном поколении, приходится рассчитывать на получение в среднем худшего результата, чем при спаривании неродственных животных.

При скрещивании инбредных линий в потомстве получают, как правило, повышенную жизнеспособность (гетерозис) с возрастанием степени инбридинга в скрещиваемых линиях. До сих пор еще не выяснен вопрос о том, оправдано ли экономически выведение сильно инбредированных линий для последующего скрещивания их между собой. Если это так, то жизнеспособность и продуктивность помесного поколения должны быть настолько выше по сравнению с неинбредным исходным материалом, чтобы это повышение полностью компенсировало потери, которые неизбежны при выведении и поддержании более или менее сильно выродившихся инбредных линий. Проведение умеренного инбридинга в линиях до их скрещивания между собой может до известной степени снизить эти потери, но тем самым снижаются и шансы на получение более значительного эффекта гетерозиса. Удаление неблагоприятных задатков, которое происходит и при умеренном инбридинге, может во всяком случае также сыграть известную роль. Однако далеко идущая гомозиготизация пород и линий наших домашних животных представляется нам невозможной.

Теоретические основы инбридинг-депрессии и жизнеспособности помесей

Первое объяснение причины повышения жизнеспособности при скрещивании инбредированных линий было предложено генетиками, работавшими с кукурузой. Они утверждали, что различный генный состав гамет якобы оказывает стимулирующее действие на жизненные процессы. Однако эта теория стимуляции очень скоро должна была уступить место теории доминантности, согласно которой инбридинг-депрессия обусловлена только выщеплением рецессивных генов, вызывающих в двойной дозе понижение жизнеспособности. При скрещивании более или менее сильно гомозиготизированных линий доминантные и рецессивные аллели объединяются, и последние в этом случае не могут проявиться, вследствие чего и повышается жизнеспособность. В своей книге «Inbreeding and Outbreeding»

Ист и Джонс (1919) писали, что «гомозиготность по всем полезным генам является наиболее благоприятным состоянием для роста и размножения». Однако до сих пор не удалось получить гомозиготные особи или линии, которые обладали бы такой же жизнеспособностью, как гетерозиготы. Джонс (1917) подчеркивал, что полезные и неполезные гены могут быть сцеплены друг с другом, вследствие чего сведение воедино одних лишь полезных генов будет затруднено. Это объяснение, однако, нельзя считать удовлетворительным.

Многие исследователи придерживались мнения, что для объяснения инбридинг-депрессии и повышенной жизнеспособности гибридов необходима дополнительная вспомогательная гипотеза. Х. Нильссон (1937) считал, например, что, кроме обусловленной генетически инбридинг-депрессии, проявляется еще плазматическое вырождение. Предполагалось, что различия в цитоплазме стимулируют жизненные процессы. Однако вопрос состоит в том, обусловлены ли в конечном счете плазматические различия между гаметами генным составом материнских клеток. Доказательств того, что первичная экстрахромосомная инбридинг-депрессия наблюдается вне этих пределов, не получено.

Одну теорию инбридинга, находящуюся в соответствии со всеми известными фактами, можно построить полностью на менделевской основе, если принимать во внимание не только доминантность и рецессивность, как их понимали раньше, но и явления сверхдоминирования и эпистаза (см. главу II). Можно предположить, что инбридинг-депрессия является следствием гомозиготизации, которая вызывает перечисленные ниже генетические изменения:

1) выщепление рецессивных генов, которые в двойной дозе, то есть у гомозигот, обладают неблагоприятным действием;

2) уменьшение частоты гетерозиготных пар генов. Если проявляется полезное сверхдоминирование, то упомянутое уменьшение вызывает у особей пониженную жизнеспособность. Сверхдоминирование может быть в некоторых случаях эффектом дозы, так что уже один ген может оказать оптимальное действие, а в других — эффектом стимуляции (взаимодействие между A и a). Можно считать доказанным, что такой эффект гетерозиса проявляется во многих случаях;

3) изменение комбинаций генов (между локусами) и тем самым изменение взаимодействия между генами в различных локусах, то есть изменение эффекта эпистаза.

Согласно этой теории инцукта, можно считать, что сильное снижение плодовитости и общей жизнеспособности, наступающее при инцукте, обусловлено главным образом уменьшением благоприятного эффекта взаимодействия в пределах локусов и между ними. Если здесь, как это по всему видно, важнейшим является эффект гетерозиса, то это означает, что гетерозиготность внутри линий и пород домашних животных нельзя снизить еще более, не снижая при этом их жизнеспособности. Популяции вначале сильно гетерозиготны и как таковые в общем и целом сбалансированы в отношении гармонического взаимодействия между аллелями и локусами, а также между различными генотипами и окружающей средой. Повышенная гомозиготизация вызывает нарушение достигнутого равновесия. Напротив, повышение гетерозиготности при скрещиваниях различных по происхождению линий в пределах одной или нескольких пород может оказать здесь благоприятное влияние.

V. Обзор методов разведения, основывающихся на родстве

Уже с давних пор разведение в пределах одной и той же породы называют чистым разведением. Однако это понятие не может быть признано удовлетворительным по той причине, что с генетической точки зрения все породы по своим важнейшим признакам отнюдь не являются «чистыми». Продуктивные признаки являются, как правило, количествен-

ными и обнаруживают как фенотипически, так и генотипически значительную изменчивость в пределах пород. Даже если различия в средних показателях по породам характеризуются высокой статистической достоверностью, кривые их изменчивости обнаруживают в общем значительное «перекрывание» (трангрессию). Это касается размеров животного и скорости роста, а также молочности и жирномолочности коров, яйценоскости и величины яиц домашней птицы. По тому или другому внешнему признаку порода может быть гомозиготно чистой, например по красной пигментации, но этот же признак встречается, как правило, у других пород. Так, известно много пород крупного рогатого скота с однородной красной окраской почти одинакового оттенка. Следовательно, применяемое в животноводстве понятие породы является в известной мере условным. Животные, занесенные в племенную книгу породы или обладающие данными, на основании которых они могут быть занесены в племенную книгу, считаются чистопородными. Однако условия для занесения в племенную книгу данной породы изменяются и во времени и в пространстве. Поэтому в дальнейшем разведение животных в пределах одной породы мы будем называть чистопородным разведением, а спаривание животных разных пород — скрещиванием. К этим двум основным группам методов разведения можно отнести те методы, которые основываются на родстве между животными. Сюда относятся также «реципрокная повторная селекция» и межвидовые скрещивания. Необходимо отметить, что понятие «скрещивание» нередко употребляется в более широком значении, например при спаривании животных различных инбредных линий или групп одной и той же породы, а также при близкородственном разведении продуктов скрещивания или беспородного скота. Используемая нами в дальнейшем изложении зоотехническая терминология заимствована из американской литературы.

Чистопородное разведение

Инбридинг

Инбридингом мы называем спаривание животных, находящихся в значительно более близком родстве между собой, чем все особи относительно большой популяции в среднем, например породы. Мы предлагаем рассматривать спаривание как инбридинг в том случае, когда коэффициент родства между родительскими парами составляет не менее 0,1. Таким образом, спаривание полных двоюродных брата с сестрой следует рассматривать как инбридинг. Спаривание двоюродных брата с сестрой по одному родителю не будет инбридингом. Необходимо проводить различие между «умеренным инбридингом», когда коэффициент родства меньше 0,25, и «тесным инбридингом», когда этот коэффициент по меньшей мере равен 0,25, что соответствует родству между полусестрами и полубратьями или двоюродными братьями и сестрами по обоим родителям. Наиболее интенсивной формой инбридинга является спаривание полных братьев с сестрами или родителей с потомками, то есть кровосмешение. В остальном различают следующие формы инбридинга:

а) **линейный инбридинг** — инбридинг, проводимый в течение нескольких поколений с целью получения инбредных линий. Коэффициент инбридинга в пределах инбредной линии должен составлять не менее 0,375, то есть соответствовать по меньшей мере спариванию полных братьев и сестер до второго поколения;

б) **разведение по группам**¹ — популяция разделяется на группы, между которыми на протяжении многих поколений почти не проис-

¹ В нашей литературе принято говорить о разных типах животных в пределах породы. — Прим. ред.

ходит обмена племенными животными. Если эти группы невелики и внутри них ведется определенный племенной отбор, то они постепенно дифференцируются по генному составу (см. главу III). Во многих объединениях по искусственному осеменению в Швеции при выращивании бычков пытаются применять такой метод группового разведения, чтобы впоследствии использовать этих быков на большом массиве скота в ротационном скрещивании и тем самым получить продуктивных животных без риска инбридинга;

в) разведение по линиям — умеренный инбридинг применяется в том случае, когда необходима концентрация генов определенного мужского или женского предка в линии, например спаривание деда с внучкой или отца с дочерью. Эта форма инбридинга часто применяется в англосаксонских странах (см. рис. 151).

Аутбридинг

При аутбридинге спариваемые животные относятся к генетически различным группам (групповое скрещивание) или инбредным линиям (линейное скрещивание) внутри одной породы (см. выше); родство между ними меньше, чем среднеродство между животными, случайно выбранными из популяции.

Скрещивание

Метод F_1 (промышленное скрещивание). Сущность этого метода сводится к скрещиванию двух пород и использованию всего помесного потомства F_1 в качестве пользовательных животных. Промышленное скрещивание нашло очень широкое распространение, особенно в английском животноводстве (скотоводстве, овцеводстве, свиноводстве и птицеводстве). Используя в скрещивании удачно подобранные породы, можно получить значительные преимущества. Так, скрещиванием баранов горных пород с овцематками длинношерстной или короткошерстной породы используется приспособленность последних к скудным условиям их местообитания; в результате получают ягнят, которые после отъема и перемещения в более плодородные районы дают гораздо больший выход при убойе, чем чистопородные горные овцы (Рей, 1952). Если при межпородном скрещивании используются инбредные линии, можно говорить о породно-линейном скрещивании.

Двойное промышленное скрещивание ведется по следующей схеме: вначале скрещивают породы A и B и породы C и D и в F_1 получают F_{AB} и F_{CD} . Этих животных спаривают между собой для получения «двойных гибридов». Такой метод применяется в американском птицеводстве, нередко после некоторого инбридинга предназначенных для скрещивания популяций. Так, например, выводили изолированные инбредные линии, с одной стороны, внутри породы белый леггорн, с другой, в породе красных род-айландов. В пределах каждой породы эти линии скрещивались, после чего уже производили скрещивание полученных в F_1 особей.

Ротационное скрещивание как метод разведения начали впервые применять в США (Винтерс с соотр., 1953). Этот метод дал хорошие результаты в опытных испытаниях (рис. 157 и 158).

Двухпородное переменное скрещивание (крисс-кроссинг) ведется по следующей схеме: потомство F_1 от скрещивания породы A с породой B вновь скрещивается с A , а полученное при этом потомство обратно скрещивается с B ; в следующем поколении происходит обратное скрещивание с A и т. д.

При трехпородном ротационном скрещивании F_1 от скрещивания пород $A \times B$ скрещивается с третьей породой C ; полученное при этом потомство скрещивается с животными породы A , следующее поколение — с породой B , следующее за ним — с породой C и т. д.



Рис. 157. Схема двухпородного переменного скрещивания. Показывают, с какими линиями скрещивают. Каков процент генов из родителей

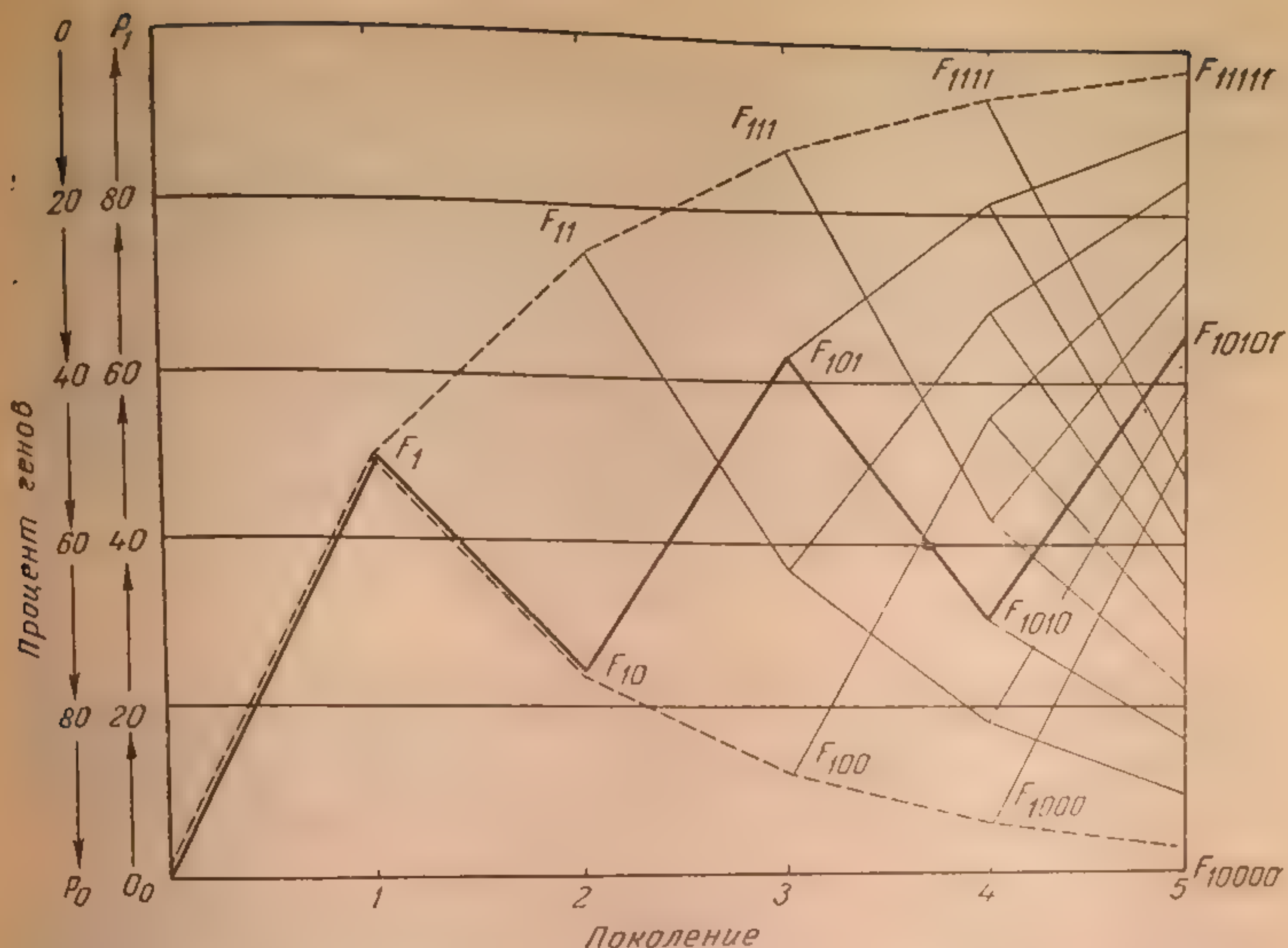


Рис. 157. Схема поглотительного (пунктирная линия) и переменного (жирная линия) двухпородного скрещивания. Родительские породы обозначены буквами P_0 и P_1 , а первое помесное поколение — F_1 1 или 0, приписанные к каждому следующему поколению, показывают, с какой из родительских пород производилось обратное скрещивание. Тонкими линиями показан результат второй возможной комбинации при обратном скрещивании. Каков процент генов у помесей можно считать полученными помесами от каждой из родительских пород, показано слева (изменено по Лаупрехту, 1958).

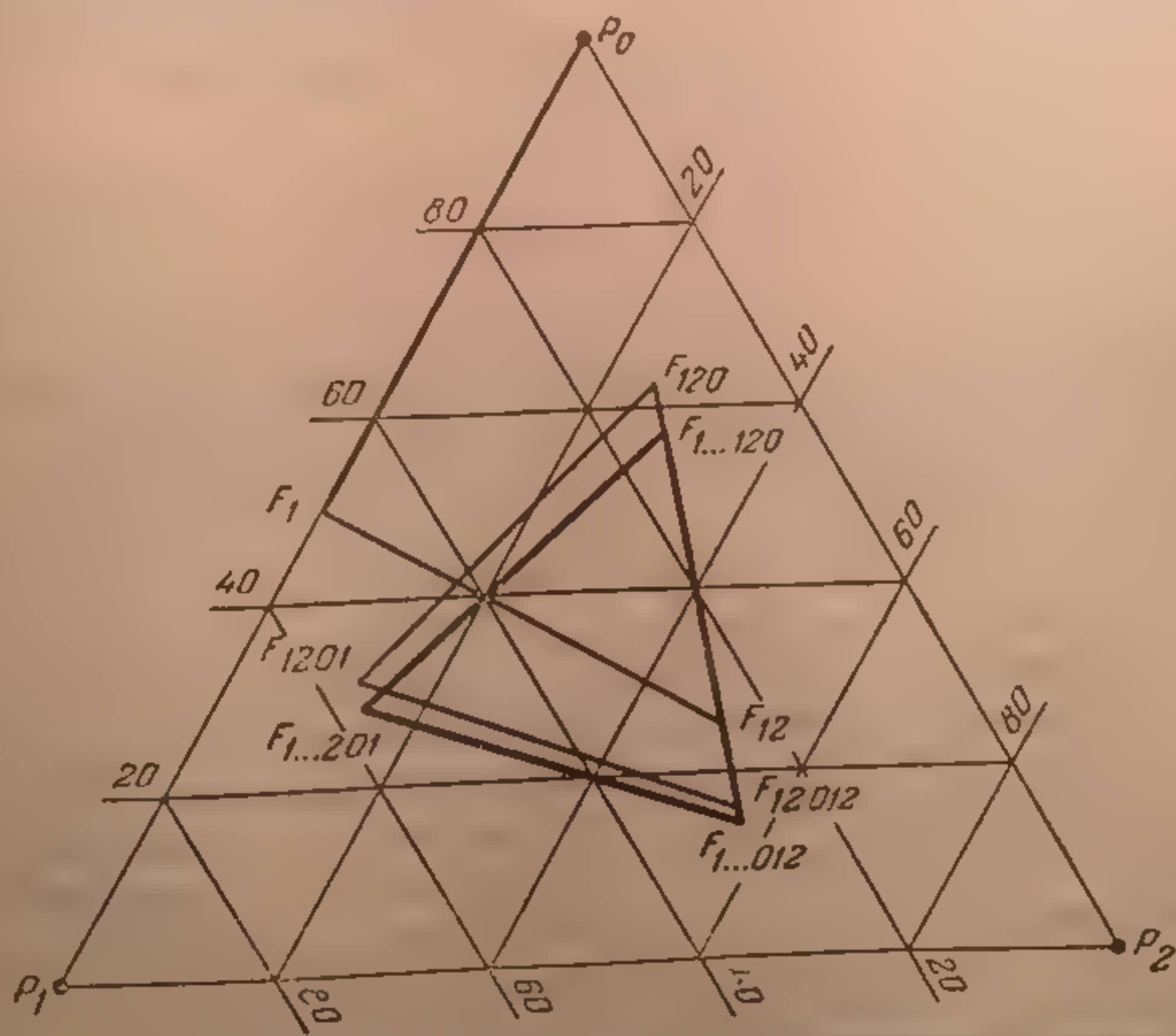


Рис. 158. Трехпородное переменное скрещивание. Цифры по сторонам наружного треугольника означают, как и на рисунке 157, процент генов родительских пород. Так как F_1 от скрещивания $P_0 \times P_1$ вновь скрещивается с P_2 , внутренние треугольники показывают границы, в которые попадают доли от генов каждой породы (по Лаупрехту, 1958).

При четырехпородном ротационном скрещивании и применяется тот же принцип, что и при трехпородном, только работают попеременно с четырьмя породами.

При ротационном скрещивании из помесных животных на племя используются только женские особи, в то время как производители здесь чистопородны. Ротационное скрещивание имеет два преимущества перед промышленным: во-первых, чтобы вести это скрещивание до любого поколения, требуются только производители, во-вторых, используется эффект гетерозиса со стороны матери, который может проявиться в F_1 . При применении этого метода в свиноводстве оказалось, что свинки F_1 были лучшими матерями, чем чистопородные, использовавшиеся в скрещивании. Если при ротационном скрещивании достигнуто равновесие, можно вычислить ожидаемую долю (x) локусов, в которых оба гена происходят от одной породы, из числа пород (n) по формуле:

$$x = \frac{1}{2^n - 1}.$$

Поскольку «гибридные» локусы обладают лучшим эффектом, чем «чистопородные», трехпородное ротационное скрещивание более выгодно. Но если в ротационном скрещивании участвует 4—5 и более пород, то выигрывается при этом мало. Напротив, при увеличении n могут быть даже некоторые потери, из-за необходимости использовать породы с меньшей общей (аддитивной) племенной ценностью.

Топкросс — спаривание животных определенной инбредной линии, обычно самцов, с неродственными им, неинбредными самками. Отчетливо доказать преимущество этого метода перед обычным чистопородным разведением не удалось.

Поглотительное скрещивание. При поглотительном скрещивании полученные помеси в ряде поколений скрещиваются с производителями одной и той же родительской породы (см. рис. 157), так что гены одной породы постепенно вытесняются.

Облагораживающее (вводное) скрещивание заключается в том, что в данную породу путем скрещивания с соответствующим числом особей другой породы вводятся гены с целью улучшения некоторых ее качеств, однако без существенного изменения породы.

Породообразующее (воспроизводительное) скрещивание. От скрещивания двух или большего числа пород получают помесей, которых затем выращивают и разводят «в себе». Этим путем было выведено много новых пород.

Для иллюстрации действия ротационного и поглотительного скрещиваний на рисунках 157 и 158 приведены две диаграммы. Первая показывает, с одной стороны, как соотношения между общим числом генов каждой из родительских пород постепенно сдвигаются при поглотительном скрещивании в направлении породы, с которой проводится обратное скрещивание, и, с другой стороны, как варьируют соотношения генов обеих пород от поколения к поколению при переменном двухпородном скрещивании. Вторая диаграмма показывает соответственно соотношение генов при трехпородном ротационном скрещивании. Через несколько поколений наступает стабилизация (равновесие). При обратном скрещивании в указанной последовательности с P_0 , P_1 и P_2 $4/7$, или 57,1%, генов потомства происходит от той породы, которая использовалась в скрещивании последней (P_2), $2/7$, или 28,6%, — от P_1 и $1/7$, или 14,3%, — от P_0 .

Повторная селекция на эффект гетерозиса

В связи с тем что выведение инбредных линий и их испытание в скрещиваниях друг с другом очень трудоемко и дорого и так как нет уверенности, что результат при этом будет лучше, чем при обычном чистопородном разведе-

нии, ученые начали изыскивать другие пути, следуя которым можно было ожидать получения желаемого эффекта гетерозиса при меньшем риске. Испытание так называемой повторной селекции происходило в следующем порядке. Гетерозиготную популяцию испытывали в скрещивании с сильно инбредированной линией (или с F_1 от скрещивания между такими линиями), и на основе результатов скрещивания в гетерозиготной линии отбирались животные на племя. Особи, показавшие в скрещивании наилучший результат, используются для размножения популяции. Эта селекция повторяется из поколения в поколение до тех пор, пока не будет получен оптимальный эффект сочетания с испытываемой линией.

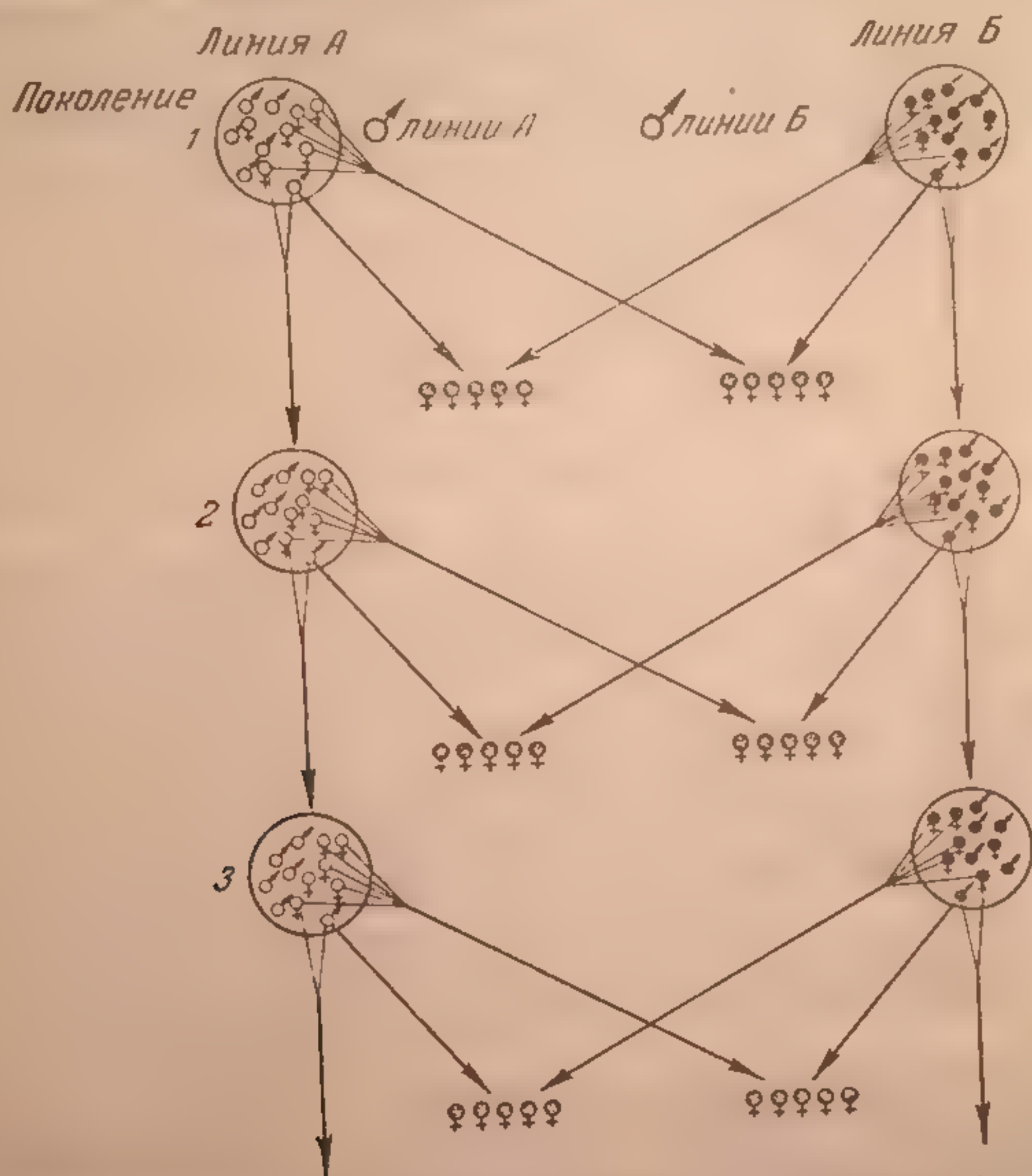


Рис. 159. Схема реципрокной непрерывной селекции. Самцы линии А испытываются по потомству при скрещиваниях с самками линии Б. Животные обоего пола, давшие лучший результат при таком скрещивании, используются затем для интенсивного размножения в «чистоте». Самцы линии Б испытываются по потомству только одного самца каждой линии по пяти его дочерям.

Комсток с сотр. (1949) предложили модификацию этого метода, которая должна сделать его применимым и в животноводстве, а именно реципрокную повторную селекцию на эффект гетерозиса. Животные двух гетерозиготных популяций, А и Б, испытываются в скрещивании с другой линией ($A \text{ ♂} \times B \text{ ♀}$ и $B \text{ ♂} \times A \text{ ♀}$). Мужские и женские особи линии А, показавшие наилучшие результаты при скрещивании с линией Б, спариваются между собой в целях размножения особей линии Б, которые показали наилучшие результаты при скрещивании с линией А. Это повторяется от поколения к поколению до получения оптимального эффекта сочетаемости. На рисунке 159 схематически представлен код этого процесса. Как только достигается оптимальный эффект сочетаемости, можно применять случайное спаривание в каждой из этих линий

для сохранения необходимой численности животных; в то же время для получения пользовательных животных производится в возможно большем масштабе скрещивание этих линий.

Таким образом, целью реципрокной повторной селекции является постепенное изменение двух линий путем селекции (на основе скрещивания их между собой), в результате чего они становятся все более пригодными для скрещивания друг с другом. Оптимальный эффект сочетаемости теоретически должен быть достигнут тогда, когда в обеих линиях все локусы со сверхдоминированием становятся гомозиготными, а эффект взаимодействия между локусами наилучшим; в то же время устраняются рецессивные отрицательные задатки, в особенности те из них, которые действуют неблагоприятно и в гетерозиготном состоянии. Если эффект гетерозиса (сверхдоминирование) является важнейшей причиной жизнеспособности помесных особей, то этот метод селекции, равно как и инбридинг, должен вести к гомозиготности. Существенное различие между инбридингом и реципрокной повторной селекцией заключается в том, что гомозиготизация при инбридинге происходит случайно, тогда как при реципрокной повторной селекции она направлена на получение возможно лучшего эффекта при межлинейном скрещивании. Могут возникнуть вопросы, в какой мере возможно избежать депрессии при гомозиготизации, наступающей в результате реципрокной повторной селекции, с одной стороны, и насколько эффективно удастся проводить селекцию на сочетаемость, с другой. До сих пор эти вопросы еще не получили достаточного экспериментального освещения.

Среди домашних животных с относительно быстрыми темпами воспроизводства, как, например, куры и свиньи, можно, по-видимому, вести реципрокную повторную селекцию, если этот метод окажется эффективным. В применении ее по отношению к крупному рогатому скоту имеются основания для известных сомнений, потому что для размножения линий или групп потребовался бы слишком большой процент животных из всего племенного материала, а для скрещивания их осталось бы относительно мало. Кроме того, испытания племенной ценности были бы возможны только у мужских особей, так как женские дают слишком мало потомства, чтобы результатами его испытаний можно было руководствоваться. Тем самым эффект селекции на поколение уменьшается вдвое по сравнению с тем, который мог бы быть достигнут, если бы как мужские, так и женские особи отбирались на основе результатов скрещивания.

Дать окончательную оценку реципрокной повторной селекции как методу разведения в целях улучшения домашних животных в данный момент не представляется возможным. Важно, чтобы этот метод остался предметом дальнейших экспериментальных испытаний¹.

Межвидовая гибридизация

Важнейшее различие между видами состоит в отсутствии репродуктивной приемственности, в результате чего они либо совсем не могут дать потомства, либо их гибридное потомство оказывается полностью стерильным. От полной нескрещиваемости и до более или менее серьезных нарушений плодovitости имеются все возможные переходы.

Американские исследователи Варвик и Берри (1948) скрещивали домашнюю овцу с козой. Спаривание барана с козой дало примерно 50% зачатий, но все плоды погибли в первой половине беременности². Реципрокные скрещивания не дали результатов. Однако домашняя овца и муфлон могут беспрепятственно скрещиваться и дают плодущее потомство.

¹ Успешный опыт реципрокной повторной селекции на курах осуществлен Х. Ф. Кушнером и Г. Я. Копыловской. — *Прим. ред.*

² Болгарский профессор К. Братонов получил в своих опытах гибридов между козами и овцами. — *Прим. ред.*

В Канаде были проведены обширные опыты по скрещиванию буффало (американского бизона) с домашним крупным рогатым скотом (абердин-ангусской и герефордской породы) с целью выведения нового вида. Спаривание быка с самкой бизона дало нормальный процент оплодотворений, и развитие плода протекало в общем без нарушений. Однако гибридов рождалось больше женского, а не мужского пола, что указывает на относительно большую эмбриональную смертность среди мужских особей. Женские особи F_1 были плодовиты, но в семенн мужских особей не удалось найти нормально развитых сперматозоидов.

После спаривания бизона с домашней коровой плод, как правило, абортруется (Д и к и н, М ь ю э р, С м и т и М а к-Л е л л а н, 1941). В Тибете скрещивали яка (*Poephagus grunniens*) с обычным домашним крупным рогатым скотом (*Bos taurus*), и есть сообщения, что из полученного гибридного потомства там в настоящее время выращивается новый тип скота. Гибриды обнаружили отчетливый гетерозис, но в F_1 плодовиты только женские особи. Лишь после двух обратных скрещиваний с обычным домашним скотом можно получить плодовитых самцов (Ф и л л и п с и др., 1946). Зебу (*Bos zebu*) и обычный домашний крупный рогатый скот могут неограниченно скрещиваться друг с другом и давать плодущее потомство. Поэтому многие авторы рассматривают их не как два различных вида, а как подвиды внутри одного вида.

Единственным примером межвидовой гибридизации в животноводстве, имеющим большое практическое значение, является скрещивание лошади и осла. Жеребец в общем отказывается от случки с ослицей, но спаривание осла с кобылой происходит без особых трудностей. В результате этого спаривания получают мулов, которые являются великолепными транспортными и тяговыми животными в районах с жарким климатом. Мул крупнее и во многих отношениях более похож на лошадь, чем лошак, получаемый от скрещивания жеребца с ослицей. Гибриды между лошастью и ослом, как правило, стерильны (оба пола). Однако в литературе имеются некоторые отдельные указания о плодовитых гибридах женского пола.

VI. Определение племенной ценности животного

Племенная ценность особи определяется тем, какие гены она передает своему потомству. Каждый потомок получает набор генов от отца и матери. Определить племенную ценность животного означает оценить его генотип. Так как признаки формируются при взаимодействии наследственности с окружающей средой, можно ожидать, что генотип особи в известной мере отразится в ее фенотипе. Это относится как к самому пробанду, так и к его потомкам, родителям и родственникам по боковой линии.

Выше мы уже упоминали о различиях между общей и специальной племенной ценностью животного. Общая племенная ценность определяется аддитивным действием генов и соответствует среднему фенотипу (пользовательной ценности) потомков, если, например, самцы спариваются со случайно выбранными из популяции самками с той предпосылкой, что все они жили при одинаковых условиях окружающей среды. Что касается специальной племенной ценности, то она зависит от доминирования и эпистаза, то есть от взаимодействия между аллелями и локусами.

Если самцы спариваются с самками данной породы не случайно, а на основании определенной системы подбора, то различие между группами потомков в известной мере обусловлено тем, насколько генный состав отдельных самцов подходит к соответствующей группе матерей, что в англо-саксонской литературе называется «nicking» («сочетаемость»). При межпород-ском скрещивании или скрещивании инбредных линий сочетаемость, судя по всему, может играть значительную роль, хотя доказательств того, что это

относится и к обычному чистопородному разведению, не имеется¹. Животноводы-практики придерживаются той точки зрения, что и в последнем случае надо также принимать во внимание сочетаемость. Специальная племенная ценность должна устанавливаться опытным путем и не может определяться только на основе общих закономерностей. Поэтому в данном разделе мы рассмотрим только то, что относится к общей племенной ценности животного, и ограничимся количественными признаками, где число или действие отдельных генов неизвестно, а приходится удовлетворяться оценкой общего их действия на фенотип особи.

Определение общей племенной ценности основывается на фенотипе: 1) самой особи (пробанда), 2) предков, 3) побочных родственников и 4) потомков. Этими четырьмя возможностями не всегда удастся воспользоваться одновременно, и не все они относительно одинаково надежны. Желательно, чтобы племенная ценность была определена еще при жизни особи, даже если для этого приходится удовлетворяться менее надежными методами. Впоследствии, когда будут получены более достоверные данные, можно предпринять новую оценку.

Фенотип пробанда

Наследуемость какого-либо признака служит мерой надежности, с которой на основе фенотипа можно оценить генотип пробанда. Если $h^2 = 0$, то всякий племенной отбор бессмыслен, потому что от него нечего ждать результата. Если же наследуемость приближается к 1, то происходит массовый отбор, который проводится только на основе собственного фенотипа особей и дает максимальный эффект, которого может достичь селекция. По мере уменьшения h^2 от 1 до 0, массовый отбор теряет значение и все более настоятельной становится необходимость при определении племенной ценности животного учитывать также его побочных родственников и потомков. Кроме того, многие хозяйственно важные признаки домашних животных, такие, как молочность и жирномолочность коров, а также яйценоскость и качество яиц кур, ограничены полом и проявляются только у женских особей, вследствие чего генотип мужских особей может оцениваться только на основе фенотипа родственных женских особей.

При определении племенной ценности важнее получить относительно правильные, чем абсолютно правильные результаты. Когда мы ведем племенной отбор, то в нашем распоряжении имеется определенное количество животных, которых нужно правильно оценить в их взаимоотношении друг с другом. Чтобы иметь возможность это сделать, нужно при оценке всех изменяющихся признаков принимать во внимание условия внешней среды. Вопрос об изменчивости одного из количественных признаков — молочности, а именно той доли изменчивости, которая обусловлена внешней средой, был довольно подробно рассмотрен в главе IX, и мы можем сослаться на него как на типичный пример изменчивости, хотя влияние факторов внешней среды на различных количественных признаках сказывается по-разному. Такие причины изменчивости, как возраст коров и сезон отела, должны учитываться при проведении сравнения между различными особями, в противном случае такое сравнение не даст правильного результата. Возникает вопрос, следует ли корректировать показатели продуктивности или можно ограничиться сравнением коров, которые показали эту продуктивность в одинаковом возрасте и при одинаковых условиях. Там, где есть возможность провести такое сравнение, ему следует отдать предпочтение, так как всякое корректирование очень трудоемко и, кроме того, довольно часто дает неправильные результаты в применении к одной отдельной особи.

¹ С этим положением согласиться нельзя. В советской литературе имеется немало сообщений о различной сочетаемости племенных линий при чистопородном разведении животных. — Прим. ред.

Если имеется возможность вторично измерить какой-либо признак, эффект случайных влияний окружающей среды можно, по крайней мере частично, исключить путем вычисления среднего всех измерений. Продуктивные возможности коров в отношении молочной продуктивности проявляются в преобладающих условиях внешней среды от лактации к лактации. При условии, что наследуемость продуктивности для каждой лактации одинаковая, наследуемость средней продуктивности за n лактаций (h_n^2) можно вычислить по формуле:

$$h_n^2 = \frac{nh^2}{1 + (n-1)r},$$

где r — корреляция между продуктивностью отдельных лет (коэффициент повторяемости). Если наследуемость молочной продуктивности за одну лактацию составляет 0,3, а коэффициент повторяемости — 0,4, то наследуемость средней продуктивности из пяти лактаций будет 0,58, то есть почти вдвое больше, чем для одной лактации. То же относится к любому другому количественному признаку, например количеству поросят в помете. Здесь можно рассчитывать на наследуемость (на каждый помёт) не более 0,1 и коэффициент повторяемости 0,15. Среднее из пяти помётов имеет наследуемость 0,31, то есть в добрых 3 раза больше, чем для одного помёта. С падением повторяемости величина вычисляемого среднего возрастает. Если r приближается к 1, то оно излишне, так как тогда практически все измерения дают один результат.

Может быть, здесь следовало бы отметить, что фактическая прибавка при вычислении средних будет меньше, чем указано выше, так как при возрастании n рассеивание средней уменьшается в отношении $\frac{1}{\sqrt{n}}$ и тем самым

уменьшается селекционный дифференциал. Далее, если селекция откладывается до более позднего возраста животного, то увеличивается продолжительность промежутка между поколениями. Вычисление среднего при низкой наследуемости имеет все же большое значение.

Действие систематических факторов окружающей среды этим способом элиминировать нельзя (например, различия в условиях внешней среды между двумя стадами, различие во времени внутри одного и того же стада или различие между однопометниками, выращивавшимися отдельно). Изменчивость, обусловленную факторами внешней среды, обычно делят на две: σ_E^2 — изменчивость, обусловленную случайными причинами, и σ_C^2 — изменчивость, обусловленную систематически действующими причинами. Последние представляют большие трудности при определении наследуемости и племенной ценности.

Среда в скотном дворе во всей своей совокупности может быть весьма различной в различных стадах и даже в одном и том же стаде в течение нескольких лет может заметно измениться. Поэтому стало обычным, что при оценке таких сильно модифицируемых признаков, как, например, молочность коров, в первую очередь определяют племенную ценность пробанда либо по отношению к среднему по коровнику, либо по отношению к сверстникам в том же коровнике. Если продуктивность особи обозначить X , а средним в том же коровнике. Если продуктивность особи обозначить X , а среднюю в том же коровнике. Если продуктивность особи обозначить X , а среднюю в том же коровнике. Если продуктивность особи обозначить X , а среднюю в том же коровнике.

Были сделаны попытки определить также генетически обусловленную вариацию между двумя стадами, но это оказалось очень трудным. Если насле-

дуюмость различий между стадами обозначить h_A^2 , наследуемость внутри стада — h^2 , а среднее всей популяции — \bar{P} , то племенная ценность (\hat{G}_X) пробанда, которую можно сравнить с племенной ценностью любой особи внутри популяции, выразится следующей формулой:

$$\hat{G}_X = h^2 (X - A_X) + h_A^2 (\bar{A} - \bar{P}) + \bar{P},$$

где A — среднее по коровнику за определенный промежуток времени. Недостаток этих определений состоит в том, что из-за сильных колебаний размера стада надежность основы для сравнений в маленьких стадах ограничена. Поэтому проводить сравнение со средним по коровнику рекомендуется только в тех стадах, где имеется не меньше 10 коров. Так как потомки одного быка рассеяны по многим стадам, имеется реальная возможность оценить разность $X - A_X$ в отношении величины стада. К этому мы еще раз вернемся позднее.

Против применения метода оценки племенной ценности особей, главным образом на основе их отклонения от среднего по коровнику или от сверстниц в том же коровнике, говорит то, что это обстоятельство соблазняет животновода создать отдельным животным особо благоприятные условия и тем

самым повысить их отклонение от названного среднего. Это тот источник ошибок, который не должен встречаться слишком часто, но который, однако, нельзя элиминировать на основании каких-либо общих правил, если он все же проявляется.

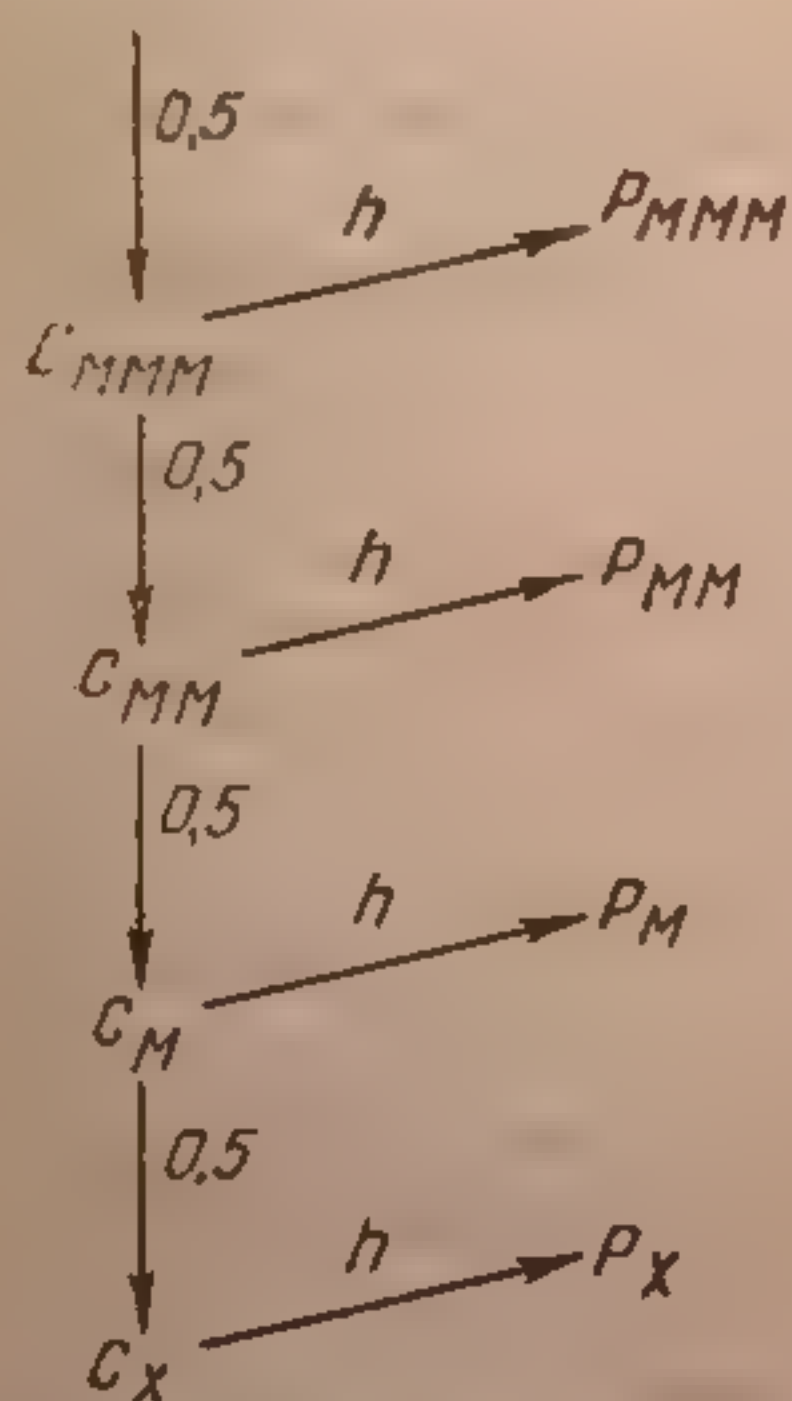


Рис. 160. Биометрические отношения между генотипом (G) и фенотипом (P) пробанда (X) и его матери (M), матери матери (MM) и матери матери матери (MMM) при рендомизированном (по принципу случайности встреч родительских пар) спаривании. Коэффициент корреляции получают путем умножения промежуточных звеньев. Например, коэффициент корреляции между фенотипом пробанда (P) и фенотипом матери матери (P_{MM}) составляет $r_{P_X P_{MM}} = 0,25 h^2$.

Происхождение

В качестве критерия для определения племенной ценности особи наиболее приемлемо, пожалуй, ее происхождение. К сожалению, оценка по родословной всегда относительно ненадежна. Это обусловлено, с одной стороны, большим числом возможностей комбинации родительских генов, а с другой — неполной наследуемостью. Если бы наследственность была полностью аддитивной, а фенотипическая изменчивость полностью генетической, то 25% изменчивости потомства было бы «детерминированным» каждым из родителей, а 50% — обусловлено менделирующим расщеплением. Корреляция между средним родителей и племенной ценностью одного из потомков равна здесь $\sqrt{0,5} = 0,71$. При господстве панмиксии в популяции коэффициент корреляции между фенотипом потомков и одним из родителей в отношении модифицируемых признаков, а также регрессия потомка на одного из родителей (при одинаковом рассеивании) составит $0,5h^2$, как это следует из рисунка 160. Для каждого поколения предков корреляция делится наполовину.

Как можно видеть из рисунка 160, корреляции действительны только тогда, когда племенная ценность пробанда определяется на основе фенотипа одного единственного предка (по отцовской или материнской линии). Если используют несколько предков по прямой восходящей линии, нужно вычислить

частичные и множественные регрессии. Пробанд X может получить гены от своей бабки только через мать, а так как X оценивается по матери, то сведения, которые можно получить о бабке, уже частично использованы. Приведены также частичные регрессии фенотипа пробанда на фенотип

матери, бабушки и прабабушки, которые справедливы при условии, что корреляция между матерью и потомком в каждом поколении полностью обусловлена генетически и что данные для всех предков по материнской линии одинаково хорошо известны (по Ч е к а н о в с к о м у, 1933). Регрессии показывают, какое относительное значение может придаваться каждому из этих предков при различной наследуемости.

Таблица 9

| Регрессия потомка на | Наследуемость | | | |
|----------------------|---------------|-------|-------|-------|
| | 0,2 | 0,5 | 0,8 | 1,0 |
| мать | 0,095 | 0,232 | 0,381 | 0,500 |
| бабуку | 0,039 | 0,062 | 0,046 | 0,000 |
| прабабуку | 0,016 | 0,018 | 0,006 | 0,000 |

Отсюда ясно, что чем выше наследуемость какого-либо признака, тем меньше значения следует придавать отдаленным предкам. Даже оценка по родителям при низкой наследуемости не обладает достаточной надежностью.

Л а ш [57] провел аналогичное вычисление, где он, однако, использовал собственный фенотип пробанда и вычислил регрессию генотипа пробанда на соответствующие фенотипы (табл. 10).

Таблица 10

| Деление генотипа пробанда на | Наследуемость | | | | |
|--|---------------|-------|-------|-------|------|
| | 0,1 | 0,3 | 0,5 | 0,9 | 1,0 |
| собственный фенотип | 0,307 | 0,514 | 0,656 | 0,922 | 1,00 |
| фенотип матери | 0,139 | 0,185 | 0,176 | 0,058 | 0,00 |
| фенотип бабушки | 0,063 | 0,067 | 0,047 | 0,004 | 0,00 |
| фенотип прабабушки | 0,029 | 0,025 | 0,014 | 0,002 | 0,00 |
| множественная корреляция (R^2) . . | 0,125 | 0,344 | 0,538 | 0,907 | 1,00 |

При более низкой наследуемости собственный фенотип пробанда дает более надежные сведения о его генотипе, чем те данные, которые можно получить о всех предках по женской линии за три поколения, если фенотип всех их одинаково хорошо известен.

На практике сведения об отдельных предках зачастую неравноценны и получают поэтому различный удельный вес. Если оценка матери основана только на продуктивности одного года, а бабушки — за 5 лет, то это означает, что оценка генотипа бабушки будет вдвое надежней, чем генотипа матери. При оценке потомства мужских особей степень надежности оценки их генотипа будет различной, в зависимости от числа оцененных потомков. Если отец пробанда оценивается по большому числу дочерей, в связи с чем его племенная ценность будет установлена относительно надежно, то нет смысла возвращаться к оценке деда и бабушки.

Есть еще одно обстоятельство, снижающее значение оценки животного по родословной. Дело в том, что среди предков как со стороны отца, так и со стороны матери в свое время проводился довольно строгий отбор, в результате чего их пользовательная ценность обнаруживает незначительное расхождение; следовательно, большая часть того, что можно было получить путем селекции, уже достигнута.

«Боковые» родственники (семья)

Степень родства пробанда со своими полной сестрой (братом) или дочерью (сыном) такова же, как со своей матерью (или отцом), а со своей полусестрой такова же, как с бабушкой или дедом. Поэтому его племенная ценность может

быть в среднем одинаково надежно определена либо по его произвольно выбранной дочери или полной сестре, либо по матери, несмотря на то, что от первых он не получает генов. Пробанд может иметь много полных сестер или полусестер, но только одну мать, бабушку или деда, и оценка по среднему из нескольких «боковых» родственников может быть более надежной, чем оценка по одному предку.

В принципе определение племенной ценности пробанда по полусестрам и полубратьям происходит точно так же, как оценка отца по потомству. В дальнейшем под словом «семья» мы будем подразумевать группу особей, состоящих в одинаковом родстве между собой, например группу полных братьев и сестер или группу полубратьев и полусестер.

При условии, что систематически распределенные факторы внешней среды могут быть элиминированы и что, следовательно, корреляция между родственниками полностью обусловлена генетически, между генотипом пробанда (G_x) и фенотипом полусестер, полных сестер или дочерей должны существовать приведенные ниже (табл. 11) биометрические отношения. Корреляцию между G_x и средним многих членов семьи можно получить умножением показателя корреляции с одним из членов семьи на выражение $\sqrt{\frac{n}{1+(n-1)r_g h^2}}$, где r_g — корреляция между генотипом членов семьи (в популяции, где происходит спаривание по принципу случайности встречи родительских пар, коэффициент родства для полусестер равен 0,25 и для полных сестер — 0,5). Регрессию G_x на соответствующее среднее семьи получают путем умножения коэффициента корреляции на частное от деления рассеивания G_x на рассеивание средних показателей семьи.

Таблица 11

| Генотип пробанда | Корреляция | Регрессия |
|---|---|--------------------------------------|
| 1. Фенотип полусестры | $0,25 h$ | $0,25 h^2$ |
| 2. Среднее фенотипов всех полусестер | $0,25 h \sqrt{\frac{n}{1+(n-1)0,25 h^2}}$ | $\frac{n 0,25 h^2}{1+(n-1)0,25 h^2}$ |
| 3. Фенотип полной сестры | $0,5 h$ | $0,5 h^2$ |
| 4. Среднее фенотипов всех полных сестер | $0,5 h \sqrt{\frac{n}{1+(n-1)0,5 h^2}}$ | $\frac{n 0,5 h^2}{1+(n-1)0,5 h^2}$ |
| 5. Фенотип дочери | $0,5 h$ | $0,5 h^2$ |
| 6. Среднее фенотипов всех дочерей, если дочери имеют разных матерей | $0,5 h \sqrt{\frac{n}{1+(n-1)0,25 h^2}}$ | $\frac{n 0,5 h^2}{1+(n-1)0,25 h^2}$ |

В таблице 12 приведена регрессия генотипа G_x на средний фенотип из n членов семьи (полусестры, полные сестры или дочери) при трех различных коэффициентах наследуемости: 0,05; 0,3 и 0,9. Из этих данных ясно, что при наследуемости, равной 0,3 или ниже, оценка по пяти полусестрам, или четырем полным сестрам, или трем дочерям будет такова же, как если бы она проводилась на основе собственного фенотипа пробанда. Чем ниже наследуемость, тем больший вес следует придавать оценке по членам семьи (сестрам или дочерям) по сравнению с оценкой по собственному фенотипу. Если наследуемость приближается к 1, группы сестер должны быть достаточно большими, чтобы селекция на основе среднего семьи была такой же эффективной, как массовый отбор. Максимальная корреляция между G_x и средним

Таблица 12

Регрессия генотипа пробанда на среднее семьи при различной наследуемости и при условии, что корреляция между членами семьи обусловлена полностью генетически

| Регрессия генотипа пробанда на | Полусестры | | | Полные сестры, то- есть дочери от одной матери | | | Дочери от разных матерей | | |
|--|------------|------|------|--|------|------|-----------------------------|------|------|
| собственный фенотип (на- следуемость) средний фенотип n членов семьи, если: | 0,05 | 0,30 | 0,90 | 0,05 | 0,30 | 0,90 | 0,05 | 0,30 | 0,90 |
| $n = 1$ | 0,01 | 0,07 | 0,22 | 0,03 | 0,15 | 0,45 | 0,03 | 0,15 | 0,45 |
| 5 | 0,06 | 0,29 | 0,59 | 0,11 | 0,47 | 0,80 | 0,12 | 0,58 | 1,18 |
| 10 | 0,11 | 0,45 | 0,74 | 0,20 | 0,64 | 0,89 | 0,22 | 0,90 | 1,49 |
| 50 | 0,39 | 0,80 | 0,93 | 0,56 | 0,90 | 0,98 | 0,78 | 1,60 | 1,87 |
| 100 | 0,56 | 0,89 | 0,97 | 0,72 | 0,95 | 0,99 | 1,12 | 1,78 | 1,93 |
| | 1,00 | 1,00 | 1,00 | 1,00 | 1,00 | 1,00 | 2,00 | 2,00 | 2,00 |

семьи для полусестер равна 0,5, для полных сестер — 0,71, а для потомков от разных матерей — 1,0. Тот факт, что селекция на основе полных сестер или по дочерям от одной матери явно превосходит селекцию на основе полусестер только при относительно невысоком n , объясняется тем, что общая мать определяет генетическую конституцию групп дочерей (сестер) в такой же мере, как и отец; группы полных сестер дают лишь неполные сведения о племенной ценности пробанда в комбинации со средними женскими особями популяции. Если мать сильно отселекционирована, то оценка может оказаться неверной. Другое дело, если оценка производится по дочерям от различных матерей, которые представляют собой выборку из популяции. Определение племенной ценности по группам сестер имеет большое практическое значение, особенно в отношении ограниченных полом признаков и таких качеств, которые можно установить лишь после забоя животного, как, например, качество мяса. Этой оценке способствует относительно быстрое размножение и относительно большие размеры групп сестер, как у свиней и кур. Если, например, ставят на контрольный откорм четырех произвольно взятых из одного помета поросят, а остальных братьев и сестер из того же помета выращивают до половозрелого возраста, то племенной отбор можно вести по результатам прошедшей испытания группы. Можно вести селекцию также на основе полусестер по отцу, которые уже прошли испытания, или тогда, когда к каждому хряку уже подобраны матки, или на основе показателей поросят при отъеме. В птицеводстве возможности для определения племенной ценности птицы на основе родственников в боковых линиях еще больше. Если в первый год от спаривания петуха с определенными курами было получено хорошее потомство, то те же комбинации спаривания можно повторить и на будущий год. Если же имеется несколько петухов от одних и тех же родителей, то их можно отселекционировать в 12-месячном возрасте на основе яйценоскости и жизнеспособности их сестер и полусестер. Сделать заключение о жизнеспособности можно на основании процента отхода птицы внутри групп сестер.

Недостатком селекции по семьям, в особенности по группам полных сестер, является то, что между группами часто проявляются систематические различия окружающей среды, например влияние матери, влияние времени года и др., которые у разных групп сестер бывают неодинаковы. Корреляция между членами семьи зависит тогда не только от сходства их генотипа, но и от сходства факторов внешней среды. Фенотипическая корреляция между полными братьями и сестрами, которая, по расчетам в таблице 12, должна была составить $0,5 h^2$, оказалась равной $0,5 h^2 + c^2 = t$. Результат селекции по семьям зависит в довольно высокой степени от того, в какой мере удалось

элиминировать или хотя бы ограничить корреляцию, обусловленную факторами внешней среды (c^2). Если внутри групп братьев и сестер учитывают как генетическую (r_g), так и фенотипическую корреляцию (t), то соотношение эффективности между селекцией по семьям и массовым отбором, если

последний используется как единица, составит (по Лашу, 1947):

$$\frac{1 + (n-1)r_g}{\sqrt{n[1 + (n-1)t]}} : 1.$$

По сравнению с массовым отбором селекция по семьям дает лучший результат, если значение r_g велико, а значение t относительно мало. Если фенотипическая корреляция между членами семьи относительно высока, то это можно объяснить либо высокой наследуемостью признака, и тогда лучший результат дает массовый отбор, либо тем, что различия в условиях внешней среды между членами семьи очень велики, и тогда селекция по семьям при

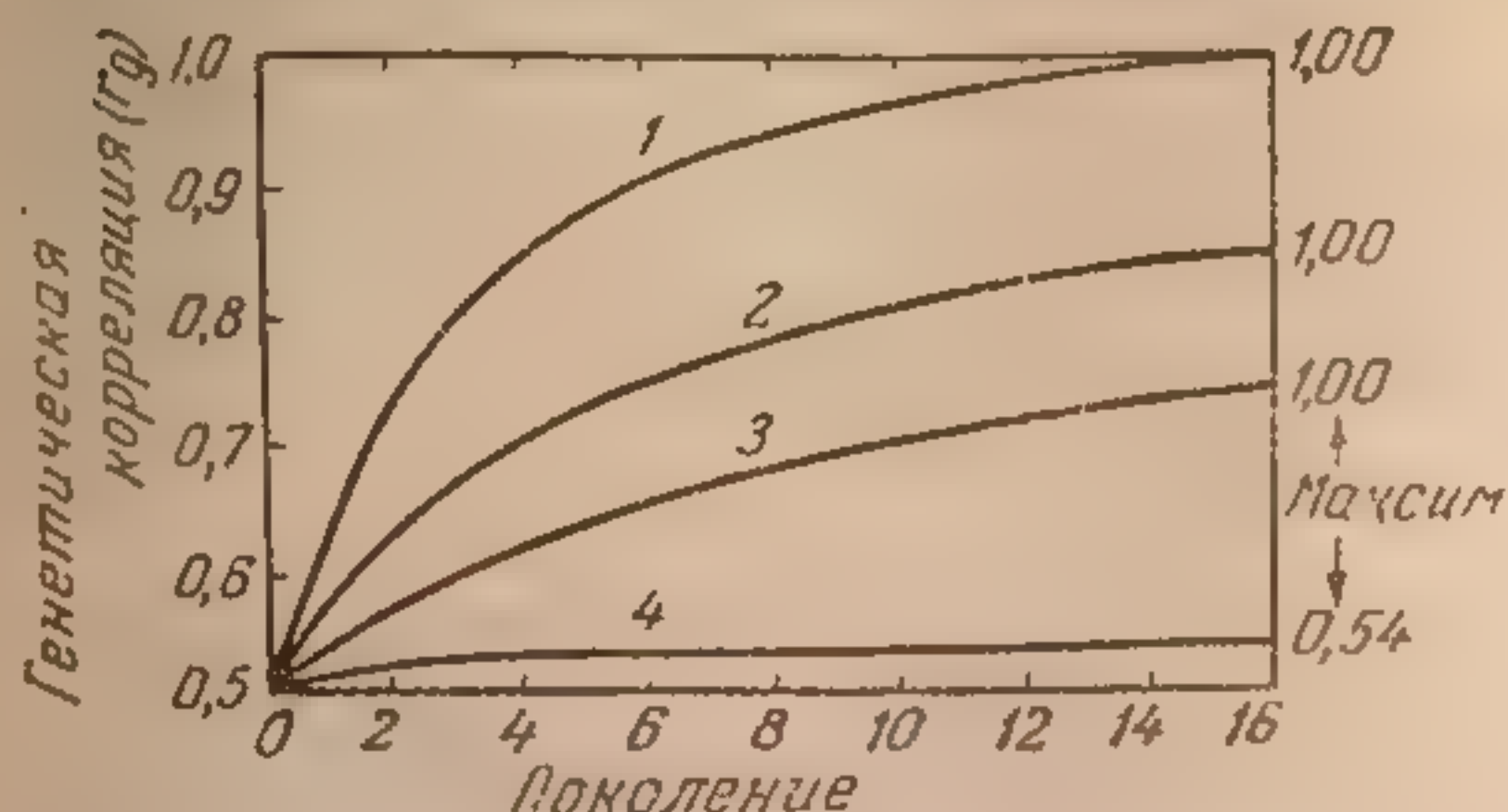


Рис. 161. Генетическая корреляция между полными братьями и сестрами (1), полубратьями и полусестрами (2), двоюродными братьями и сестрами (3) и двоюродными полубратьями и полусестрами (4) при последовательном применении определенной системы подбора (по Райту, 1921). При панмиксии коэффициент корреляции равен 0,5.

сильно модифицируемых признаках становится ненадежной. Увеличение числа членов семьи свыше 5 оказывает заметное влияние на надежность селекции по семьям только при низких значениях t и при относительно высоких значениях r_g .

Инбридинг служит средством повысить последнее. Путем спаривания полных брата с сестрой в течение двух поколений r_g для братьев и сестер увеличивается с 0,5 до 0,73 (рис. 161). При продолжении инбридинга различия между линиями увеличиваются, а изменчивость внутри линий уменьшается (см. стр. 383). Однако в селекции это преимущество может быть получено только один раз; после выбраковки линия не представляет больше интереса для отбора.

Испытания по потомству

По качеству потомства можно сделать окончательное суждение о племенной ценности и результате подбора родителей. Уже из таблицы 12 видно, что определение племенной ценности индивида по относительно ограниченному числу потомков более надежно по сравнению с определением на основе побочных родственников. Недостаток первого, однако, в том, что испытание потомства может быть произведено лишь на относительно поздней стадии жизненного цикла оцениваемой особи. Испытание по потомству мужских особей приобрело огромное практическое значение в молочном скотоводстве и птицеводстве. Причиной этого является ограниченность полом важнейших продуктивных признаков. Теперь такие испытания проводятся в свиноводстве, мясном скотоводстве и других отраслях животноводства. И в отношении тех свойств, которые проявляются у обоих полов, испытываются по потомству, как правило, мужские особи, вследствие того что они дают наибольшее число потомков.

Принципы испытания по потомству одинаковы как для мужских, так и для женских особей, несмотря на то, что в отношении последних приходится принимать во внимание особые обстоятельства, например возможность влияния матери на потомство не только через переданные ему гены, но и через «среду» в период внутриутробного развития и в период подсоса. В общем испытание по потомству является последним звеном определения племенной ценности животного, когда известная селекция уже проведена на основе

происхождения, собственного фенотипа животного и, возможно, на основе его боковых родственников. Испытать по потомству удастся, как правило, лишь небольшую часть используемых на племя мужских особей.

Важнейшие источники ошибок, которые следует учитывать при испытании по потомству, можно объединить в следующие группы.

1. Случайные причины вариации, которые можно уменьшить путем увеличения числа потомков.

а) Генетическая вариация внутри групп полных братьев и сестер и полубратьев и полусестер как следствие менделирующего расщепления. В этом случае испытываются либо все имеющиеся потомки, либо случайная выборка.

б) Случайные влияния факторов внешней среды и ошибки измерения.

При учете этих источников ошибок встает вопрос, в какой мере увеличивается надежность племенной оценки с увеличением числа потомков. Испытание по потомству может рассматриваться как предварительная оценка продуктивности будущих дочерей одного и того же отца, но разных матерей. Поэтому важно знать повторяемость результата, или, иными словами, регрессию среднего будущих дочерей на полученное при испытании по потомству среднее определенного числа дочерей (то есть наследуемость). Эту регрессию можно вычислить по следующей формуле (Робертсон и Рендель, 1950):

$$b = \frac{0,25nh^2}{1 + (n-1)0,25h^2}.$$

При наследуемости 0,3 значение b при испытании 5 потомков от разных матерей составит 0,29, 10 потомков — 0,45 и 50 потомков — 0,80. При дальнейшем увеличении числа потомков значение b постепенно приближается к 1 и соответствие становится полным. Умножением отклонения потомков от сравниваемого материала на величину b принимается в расчет то, что при исследовании малого числа дочерей результат будет менее надежным, чем тот, который получают при большом числе потомков.

2. Систематические ошибки, которые, по меньшей мере частично, можно исключить путем внесения поправок или путем выбраковки отдельных особей на основе ранее изложенных правил.

а) Матери представляют отселекционированную группу, отличающуюся генетически от средней популяции. Можно внести поправку на влияние этой селекции на потомство (см. ниже).

б) Возрастная изменчивость исследуемого свойства, например молочности коров, величины пометов одной и той же свиноматки и т. д. При испытании потомства быка на основе молочности его дочерей сюда присоединяются и другие причины вариации, как сезон отела, интервал между дойками и т. д. Можно либо внести поправку на эти причины вариации, либо пользоваться только сравнимыми величинами, например молочностью за первую лактацию, которая в общем и целом наступает у всех коров в одном возрасте.

3. Систематически распределенные различия в условиях внешней среды между разными группами потомков. Эти различия обусловлены тем, что группы потомков выращивались и проявили свои продуктивные возможности либо в разных стадах, либо в разное время. Такие ошибки нельзя устранить простым увеличением численности потомства. Если корреляцию, обусловленную условиями внешней среды, внутри группы обозначить c^2 , то регрессия будущих групп потомства на испытываемую группу составит:

$$b = \frac{n \cdot 0,25 h^2}{1 + (n-1)(0,25 h^2 + c^2)}.$$

Если при наследуемости 0,3 значение c^2 будет 0,15, то при испытании 50 потомков значение b снизится с 0,80 (при $c^2 = 0$) до 0,31, то есть значительно уменьшится надежность. Если различия в условиях внешней среды между стадами очень велики и все мужские особи испытываются по потомству

только в одном стаде, то результаты этих испытаний практически не имеют никакой ценности для сравнения различных производителей друг с другом. В этом случае лучшие результаты можно получить при полном элиминировании различий между стадами и на основании оценки потомства только по отклонению дочерей от среднего по коровнику или путем сравнения со сверстницами.

При испытаниях потомства производителей можно провести различие между такими испытаниями, где все потомки являются полусестрами по отцу, то есть от каждой племенной матки получен только один потомок (как это чаще всего бывает в скотоводстве), и испытаниями большего или меньшего числа групп полусестер (что обычно имеет место в свиноводстве и птицеводстве). Для примера остановимся подробнее на испытаниях потомства быков и хряков.

Испытание племенной ценности быков молочных пород

При испытаниях быков-производителей мы исходим из того, что имеющиеся от него дочери служат как бы образцом потенциальных возможностей данного быка. Проводя испытания на основе данных первого года продуктивности дочерей, выигрывают время, увеличивая тем самым возможности использования на племя лучших быков. Испытание по потомству на основе первой лактации дочерей (305 дней) может быть закончено, когда быкам будет 5—6 лет. Еще более раннее испытание по потомству можно провести по сокращенной лактации, например за первые 180 дней после отела. Вызовет ли выигрыш во времени (4 месяца) потерю надежности, будет зависеть еще и от числа имеющихся дочерей. Против испытания по потомству только на основе первой лактации выдвинуто возражение, что скороспелость, а тем самым увеличение продуктивности с возрастом (форма возрастной кривой) является генетически обусловленным признаком и что с этим связаны наблюдаемые в группах потомков различия в продуктивности. Само по себе это, может быть, и справедливо, но влияние этого фактора на среднюю продуктивность дочерей довольно невелико. При благоприятных условиях окружающей среды скороспелость и относительно ранняя высокая продуктивность может считаться даже преимуществом, поэтому учет ее принесет скорее пользу, нежели вред.

Что же касается числа лактаций на одну дочь при испытании по потомству, то, как следует из рисунка 162, результат испытания будет более надежным тогда, когда увеличивается число дочерей оцениваемого быка, а не число лактаций на каждую дочь (сравни $h^2 = 0,3$ и $h^2 = 0,5$). Требование большого числа лактаций на корову ведет не только к более позднему испытанию по потомству, но и к уменьшению материала, пригодного для селекции, в связи с тем, что много низкопродуктивных коров выбраковывается уже после первой лактации. Повторную оценку по потомству можно провести тогда, когда у быка будет достаточно дочерей, которые дали уже, например, три лактации.

Робертсон (1957) анализировал проблему о соотношении между величиной групп потомков (n) и числом мужских особей (B), которые должны быть оценены по потомству при условии, что в испытаниях можно использовать некоторое число женских особей N и поставлена цель достигнуть максимального эффекта селекции. Если число производителей, которые по проведении испытания вновь будут использоваться на племя, обозначить буквой S , то частное от деления $\frac{N}{S}$ (K) даст «соотношение в испытании» (the testing ratio), как назвал его Робертсон. Часть прошедших испытания производителей, которые предназначены для дальнейшего использования на племя, обозначается буквой p ($=S/B=n/K$). Теперь необходимо найти такие значения n и p , которые дадут оптимальный результат. В группах потомков,

состоящих из полусестер и полубратьев, корреляция (r_{IG}) между средней группы (I) и племенной ценностью отца (G) может быть представлена в виде:

$$r_{IG} = \sqrt{\frac{n}{n+a}} = \sqrt{\frac{p}{p+a/K}},$$

где $a = \frac{4-h^2}{h^2}$. Следовательно, племенная ценность селекционируемых быков может быть выражена как функция p и a/K , а оптимальное значение p является лишь функцией K/a . Оказывается, что p с уменьшением K/a увеличивается, но асимптотически приближается к значению 0,27, а это означает, что для достижения оптимального результата при всех обстоятельствах

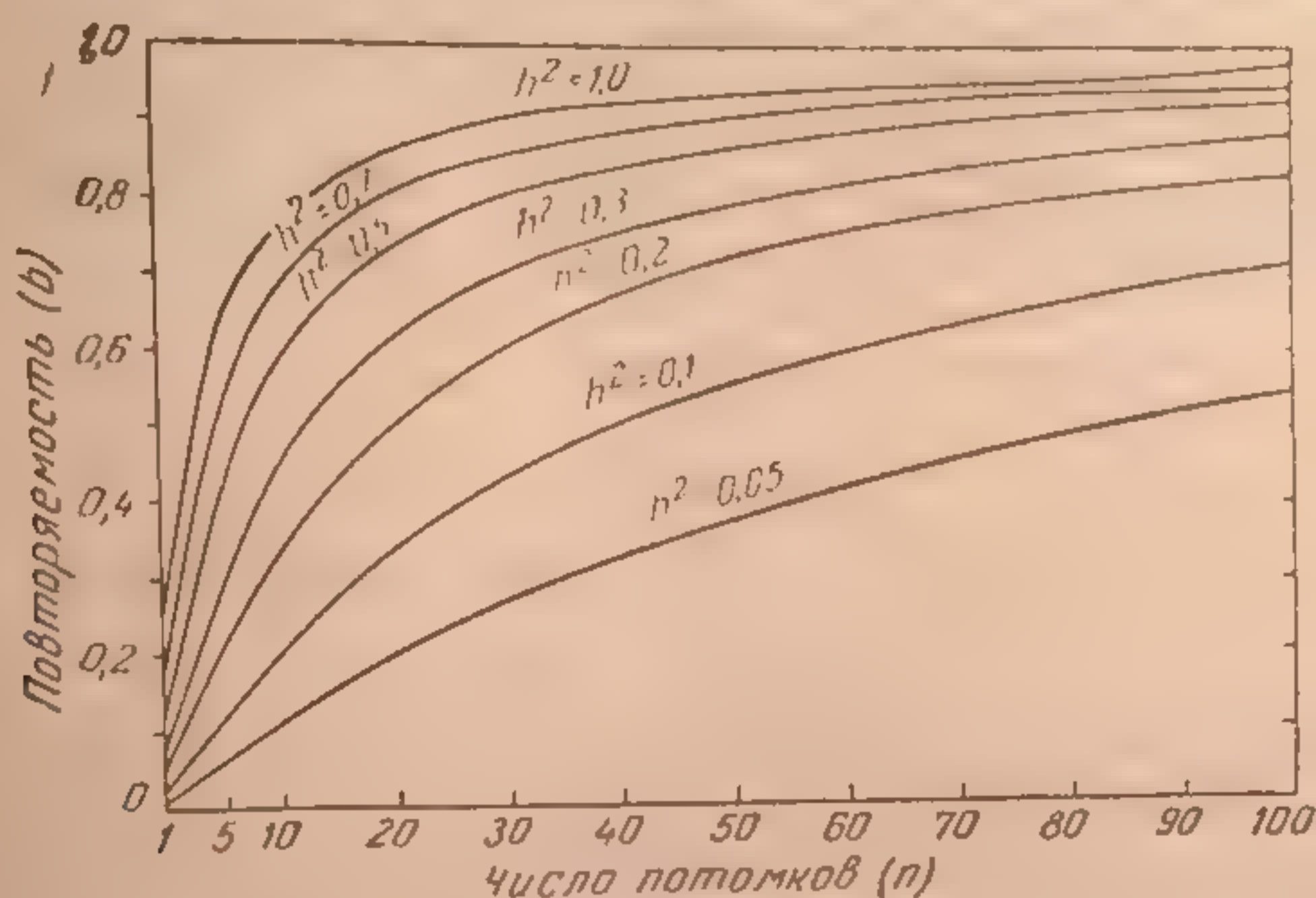


Рис. 162. Повторяемость (b) при испытаниях по потомству при различной наследуемости и разн \bar{y} величине групп потомков (n), если $c^2 = 0$.

на племя можно использовать лишь $1/4$ оцениваемых быков. Оптимальная величина группы потомков при этом $n = 0,56\sqrt{K/h^2}$. Если, например, при испытании потомства быков значение K может достичь 150 и в каждом поколении должны использоваться на племя два оцененных по потомству быка и если $h^2 = 0,25$, то получают $a = 15$, а $K/a = 10$. Это значит, что для получения оптимального результата селекции ($p = 0,1$) на испытание надо поставить 20 быков с 15 дочерьми от каждого. Все четыре возможности племенной оценки быка (\hat{G}) можно свести в одну схему. При этом мыслится, что каждая дочь привлекается к испытаниям только по одному году продуктивности. При применении среднего за несколько лет продуктивности можно брать соответственно более высокие коэффициенты наследуемости (см. стр. 416).

Во всех случаях продуктивность дочерей (\bar{Y}) сравнивается с одновременной средней по коровнику (A_y) для того, чтобы исключить источники ошибок, которые были рассмотрены выше (п. 3). При вычислении среднего показателя по коровнику нужно, однако, внести поправку на различия в среднем возрасте между группами потомков и всеми коровами стада. Можно пользоваться и другим, при известных условиях лучшим методом — сравнением со сверстницами по коровнику, как это делается при испытании потомства в Совете по сбыту молочных продуктов (Англия), причем необходимость вносить поправку на возраст отпадает.

Согласно формуле данной схемы, сравнения между разными быками проводятся только в пределах одного стада. Вполне допустима, однако, мысль, что можно сравнивать между собой быков из разных стад, не принимая в расчет различий между этими стадами, а только то, как проявил себя данный бык в стаде в отношении продуктивности своих дочерей. Тогда формулу

| | Сравнения проводятся только внутри одного стада или при одинаковых условиях окружающей среды | Сравнения между различными условиями окружающей среды (разные стада) |
|-----------------------------------|--|---|
| Матери-дочери не селекционированы | 1. $\hat{G} = 2b(\bar{Y} - A_y) + \bar{A}$ | 3. $\hat{G} = 2b(\bar{Y} - A_y) + h_A^2(\bar{A} - \bar{P}) + \bar{P}$ |
| Матери-дочери отселекционированы | 2. $\hat{G} = 2b[(\bar{Y} - A_y) - 0,5h^2(\bar{X} - A_x)] + \bar{A}$ | 4. $\hat{G} = 2b[(\bar{Y} - A_y) - 0,5h^2(\bar{X} - A_x)] + h_A^2(\bar{A} - \bar{P}) + \bar{P}$ |

b — регрессия среднего из n будущих дочерей на то же число уже испытывавшихся дочерей (см. стр. 421). Все выражения умножаются на 2, на основании предположения об аддитивном наследовании. Поэтому можно ожидать, что средняя продуктивность дочерей лежит посередине между средней по коровнику и племенной ценностью отца.

\bar{Y} — средняя продуктивность дочерей;

A_y — средняя по коровнику за тот же период;

\bar{X} — средняя продуктивность матерей дочерей;

A_x — средняя по коровнику за тот же период;

h_A^2 — наследуемость различий между стадами;

\bar{A} — средняя по коровнику в течение ряда лет;

\bar{P} — среднее популяции (породы или части породы в данной области).

надо изменить следующим образом: $\hat{G} = 2b(\bar{Y} - A_y) + \bar{P}$. Согласно формуле 2, внесение поправки необходимо потому, что матери дочерей отселекционированы и тем самым отклоняются от среднего по стаду. Эта поправка не может быть просто внесена путем использования индекса Хэнсона — Яппа, согласно которому племенная ценность быка предположительно равна $(2\bar{Y} - \bar{X})$. Этот индекс предполагает, что наследуемость молочной продуктивности за лактационный период равна 1, и не учитывает, что надежность оценки при увеличении числа дочерей возрастает. Поправка на селекцию матерей получила в формуле 2 выражение $0,5 h^2(\bar{X} - A_x)$, где h^2 означает, как обычно, наследуемость признака. В формуле 3 матери не учитываются, но учитывается изменчивость средней по коровнику, причем наследуемость различий между стадами обозначается h_A^2 . Однако здесь возникает трудность в оценке h_A^2 , величина которой в различных популяциях, очевидно, довольно различна. Там, где в течение длительного времени проводилось искусственное осеменение и распределение семени различных быков между стадами и отдельными коровами было в общем случайным, можно ожидать, что значение h_A^2 приближается к нулю, даже в том случае, если в маточных стадах велась селекция различной интенсивности. Там, где держат собственных быков, генетические различия между стадами должны быть, естественно, большими. Возможно, что до определенного времени путем удачного отбора племенных быков удалось значительно улучшить качество всего стада. Судя по многочисленным исследованиям (Робертсон и Рендель, 1954; Хофмейр, 1955, и др.), генетические различия внутри стад определенной породы или в определенной области оказываются удивительно маленькими: величина h_A^2 редко бывает выше 0,1. В формуле 4 принимается в расчет как селекция матерей, так и генетические различия между стадами.

На практике при проведении испытания по потомству всегда надлежит принимать во внимание местные условия, и поэтому детально разработанный стандартный метод не может быть рекомендован. Сказанное относится больше к общим принципам, чем к практическому применению. Для более глубокого освещения этого вопроса рассмотрим некоторые методы, применяемые в разных странах.

1. Датские станции по испытанию быков начали свою деятельность в 1945 г. От каждого быка, который должен быть оценен по потомству, отбирают произвольно по 18—20 дочерей и доставляют на особую

контрольную станцию за некоторое время до отела, где тщательно определяют их продуктивность и расход корма. Прием на станцию начинается с 1 сентября с тем расчетом, чтобы получить отел между 1 октября и 15 ноября, когда нетели достигнут возраста 27—33 месяцев. В каждой группе должны быть учтены в среднем 304 дня лактации, но бывают колебания от 240 дней до одного года. На каждой станции одновременно испытывается, как правило, не менее двух, а иногда до девяти групп потомков. В 1956/57 г. на 33 различных станциях Дании было испытано всего 94 группы. Ежегодно публикуются отчеты, где содержатся данные по потреблению корма, молочности и жирномолочности, живому весу и протеканию стельности каждой отдельной коровы. Кроме того, по результатам испытаний Ноганссоном (1954), Хоффмейром (1955), а также Робертсоном и Мейсоном (1956) и Мейсоном и Робертсоном (1956) были проведены некоторые статистические анализы.

Эти анализы показывают, что все различия в факторах внешней среды между отдельными годами и станциями устранить не удалось. В незначительной степени это удалось сделать в отношении одновременно испытываемых на одной станции групп. Что генетические различия между особями и группами потомков на испытательных станциях выявляются более отчетливо, чем в обычных хозяйственных условиях, не подлежит никакому сомнению. Хоффмейр, а также Робертсон и Мейсон сравнивали данные испытаний потомства одного быка, полученные на станции, с данными контроля молочной продуктивности, полученными в обычных условиях. Робертсон и Мейсон пришли к заключению, что 30 дочерей, находящихся в разных стадах на основании данных учтенной продуктивности, могут дать такие же сведения о генотипе быка, как 20 дочерей на контрольных станциях. Согласно Хоффмейру, для получения одинаково надежных результатов число дочерей в обычных хозяйственных условиях должно быть примерно вдвое большим, чем на станциях.

Развитие датского метода контроля было связано с искусственным осеменением. В последнем случае мы можем получить от каждого быка неотселекционированную выборку из дочерей, значительно большую, чем при естественном спаривании. Хоффмейру удалось установить, что сданные на контрольные станции группы дочерей не были отселекционированы по продуктивности матерей, но возможно, что они были в известной мере отселекционированы по уровню продуктивности стад. Поэтому мы не можем возражать против того, что при этом испытании по потомству не принимают во внимание матерей. В небольшой мере датский метод испытания на станциях нашел применение в опытном масштабе и в других странах — ФРГ, Англии и Швеции.

На основе искусственного осеменения и почти повсеместного контроля молочной продуктивности можно провести вполне удовлетворительное испытание потомства, что потребует значительно меньших затрат, чем испытание на станциях, которое, к сожалению, очень дорого. Наибольшее значение контрольные станции должны получить там, где в отдельных стадах содержат собственных быков, а также в тех областях, где контроль за молочной продуктивностью не получил еще широкого распространения. На контрольных станциях должна представиться возможность исследовать, насколько велики (или малы) генетические различия между стадами, поставляющими племенных производителей, а также между этими последними и обычными пользовательными стадами.

2. При оценке потомства в полевых условиях, введенной в Англии Советом по сбыту молочных продуктов, дочери быка сравниваются со сверстницами по коровнику взамен сравнения со средним по коровнику (Робертсон, Стюарт, Эштон, 1956). Эти сверстницы являются дочерьми других быков, которые предположительно представляют собой выборку из племенного материала объединения по искусственному осеменению. Предполагается, что матери дочерей не подвергались селекции, поэтому

их не принимают во внимание. В каждом контролируемом стаде, где встречаются дочери соответствующего быка, определяется разница в продуктивности между средней дочерью (\bar{Y}_j) и их сверстниц по стаду (\bar{A}_j); эту разницу умножают на корректирующий фактор $\frac{n_1 n_2}{n_1 + n_2}$, где n_1 — число дочерей, а n_2 — число сверстниц по стаду (коровнику). Полученные величины складывают, а сумму делят на сумму всех корректирующих факторов или находят по формуле:

$$\frac{\sum \left[(\bar{Y}_j - \bar{A}_j) \frac{n_1 n_2}{n_1 + n_2} \right]}{\sum \frac{n_1 n_2}{n_1 + n_2}} = (\bar{Y} - \bar{A})_w.$$

Было принято во внимание, что и вариация между средними по коровнику является отчасти наследственно обусловленной, что отразилось в прибавлении $h_A^2 (A - \bar{P})$, после чего формула принимает свой окончательный вид:

$$\frac{2b [(\bar{Y} - \bar{A})_w + h_A^2 (\bar{A} - \bar{P}) + \bar{P}] \cdot 100}{P}.$$

Это и будет относительная племенная ценность быка (relative genetic value, или RGV) по отношению к среднему популяции [100]. Считается, что бык должен иметь не менее 20—30 дочерей, чтобы можно было определить его относительную племенную ценность. Если предположить, что h_A^2 имеет очень низкое ($< 0,1$) значение, то выражением $h_A^2 (\bar{A} - \bar{P})$ можно пренебречь, не оказывая заметного влияния на результат.

Вероятно, этот метод может оказаться пригодным для испытания потомства в тех стадах, где применяется искусственное осеменение и где дочери быков в связи с этим распределены по многим стадам. Кроме того, здесь имеется много преимуществ по сравнению с другими методами, например, отпадает необходимость вносить поправку на возраст, а дочери оцениваемого быка всегда могут быть сравнены с дочерьми других быков в пределах того же стада и при одинаковых условиях внешней среды (вероятно, таким образом животноводы проводят, как правило, свои собственные сравнения). Можно, однако, ожидать, что при условии естественного спаривания и небольших размеров стада применение этого метода затруднено, так как там или нет сверстниц для сравнения, или они происходят от одного быка, и сравнение их поэтому не может быть совершенным. Там, где испытание потомства проведено по содержанию жира в молоке, нужно учитывать только среднюю дочерей, так как здесь различия в условиях окружающей среды между стадами играют значительно меньшую роль.

3. В Новой Зеландии продуктивность групп дочерей сравнивается со средней продуктивностью, которую получают в возрасте 4—5 лет от дочерей других быков («средние быки»), спаривавшихся в пределах породы с коровами того же класса продуктивности, что и матери дочерей пробанда. При вычислении продуктивности дочерей пробанда вносится поправка на продуктивность в возрасте 4—5 лет. Разница между средней продуктивностью дочерей пробанда и продуктивностью дочерей «среднего» быка умножается на фактор b (стр. 421). Полученная величина показывает «rating» быка, то есть его относительную ценность в сравнении с остальными быками породы.

4. В Швеции бык оценивается по потомству, как только от него будет получено не меньше 10 дочерей с показателями продуктивности, учтенными при обычном контроле. Оценка происходит на основе продуктивности по первой лактации за 305 дней. Для предотвращения искажения оценки за счет браковки учитывают всех дочерей, которых выбраковывают между 46-м и 304-м днем лактации. Их показатели продуктивности корректируются на 305 дней лактации. Дополнительная оценка потомства проводится позднее, как только число пригодных дочерей увеличится вдвое. Для каждой группы дочерей вычисляется показатель F , который получают при делении средней

продуктивности группы дочерей, скорректированной на различия в возрасте при первом отеле, на среднюю продуктивность всех первотелок с одинаковой средней по коровнику. С 1958 г. показатель F корректируется на «неполную воспроизводимость» в маленьких группах дочерей в принципе таким же способом, как указывалось выше (см. стр. 421) (по Робертсону и Репделю, 1950). Если дочери распределены по многим стадам, как это имеет место при применении искусственного осеменения, эта поправка будет меньше, чем при использовании быка в естественном спаривании, и при $n = 50$ не вносится. Данный метод напоминает тот, который применяется в Новой Зеландии. В регулярно публикуемых отчетах об испытании потомства для каждой группы потомков приводится как число испытывавшихся дочерей, так и их средний возраст при отеле, обхват груди, продуктивность в переводе на четырехпроцентное молоко с поправкой на возраст, содержание молочного жира; отмечают также средние показатели продуктивности за тот же период по коровнику в переводе на четырехпроцентное молоко, содержание жира и показатель F . Кроме того, указывается, сколько дочерей быка не прошло испытаний.

Ни один из рассмотренных здесь методов не учитывает продуктивности матерей дочерей. Это вполне допустимо, если матери дочерей лишь незначительно отклоняются от средних коров стада. Но при всех условиях учет среднего по коровнику за тот же период или среднего сверстниц по коровнику гораздо важнее, чем учет средних показателей матерей, если испытание потомства проводится по сильно модифицируемым признакам. Это отчетливо вытекает из приведенных ранее поправочных коэффициентов для селекционируемых матерей ($0,5 h^2$): здесь отклонение матерей от средней по коровнику умножается на 0,5, потому что матери отстают на одно поколение во времени (см. стр. 416), а умножение на h^2 необходимо вследствие неполной наследуемости. Различия между стадами, обусловленные факторами внешней среды, напротив, проявляются полностью, если их принимают без поправок. Сравнение со средней по коровнику для таких сильно зависящих от условий внешней среды видов продуктивности, как, например, молочность, необходимо, но оно может быть опущено для менее зависящих от окружающих условий признаков, например жирномолочности. Сравнение с показателями продуктивности в пределах данной области или внутри иным образом ограниченной группы стад недопустимо, если не все эти стада имеют одинаковые средние по коровнику.

Вообще надо отдавать предпочтение абсолютной разнице между показателями средней продуктивности группы дочерей и показателем среднего по коровнику за тот же период перед относительной разницей еще и потому, что вычисление относительных показателей отнимает больше времени. Рассеивание относительных чисел меньше, чем абсолютных. Объясняется это тем, что различия в рассеивании между различными классами по продуктивности элиминируются, отчего преимущество становится сомнительным. Значение сравнения мать — дочь нередко преувеличивают. Здесь, по-видимому, недооценивается тот факт, что такое сравнение дает обычно невысокий эффект.

Испытание потомства по нескольким группам полных сестер

На контрольно-откормочных станциях для свиней на испытание ставят обычно по четыре поросенка из каждого помета. Поросят сдают на станции в возрасте 8—10 недель и выращивают до убоя. При этом определяются оплата корма (индивидуально или по группам), прирост и качество мяса (после убоя) (см. т. I, гл. IV). Важно, чтобы выбранные для контроля поросята были типичными для помета, а их матери — типичными для данной популяции. Чем больше величина помета, тем больше будет в среднем рассеивание внутри помета в отношении веса при отъеме и тем больше также возможности выбора внутри помета при постановке поросят на контрольный

откорм (Ноганссон, 1956). При испытаниях по потомству хряков на основе оцениваемых потомков наряду с теми моментами, о которых уже упоминалось при обсуждении испытаний по потомству в скотоводстве, следует обратить внимание еще на следующее.

1. Поросята одного помета являются полными братьями и сестрами ($r_g = 0,5$, если не проводилось инбридинга), но поросята от различных матерей, происходящих от одного хряка, являются только полубратьями и полусестрами ($r_g = 0,25$). Поэтому при оценке хряка учитывать надо не только число испытываемых поросят, но и число пометов от разных матерей (табл. 12).

2. Поросята одного помета (контрольная группа) во время эмбрионального развития, выращивания и контрольного откорма подвергаются более

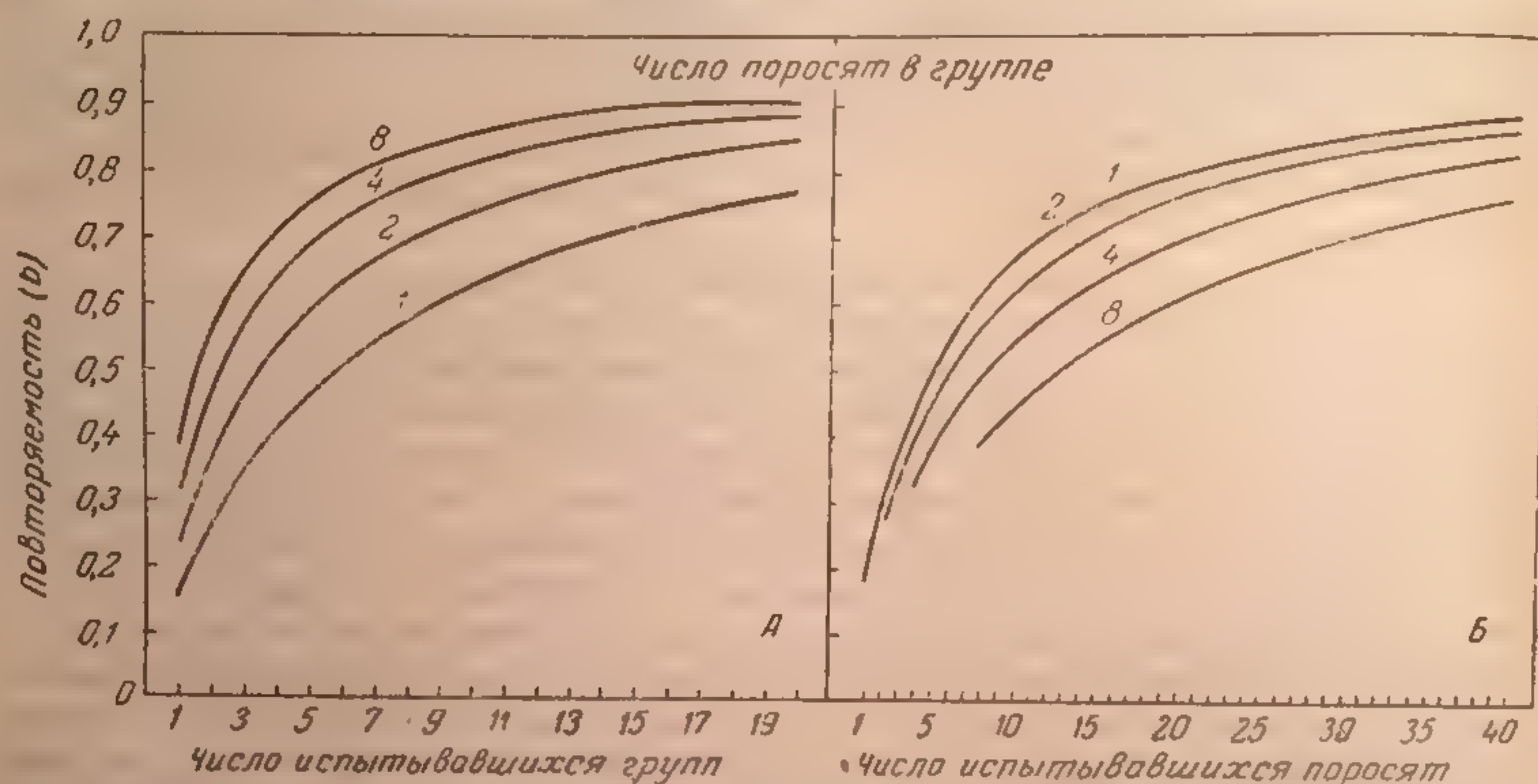


Рис. 163. Повторяемость (b) одного определенного признака с наследуемостью 0,6 при испытаниях хряков по потомству. В контрольном откорме участвовало различное число поросят из помета (1, 2, 4 и 8):

А — влияние величины контрольной группы на точность испытания, если испытывается одинаковое число групп; Б — влияние размера группы на точность испытания, если испытывается одинаковое число поросят. Предполагается, что $c^2 = 0$ и что группы состоят выборочно из поросят одного помета.

сходным влияниям внешней среды, если их держат в одном помещении, чем поросята разных пометов; это прежде всего относится к скорости роста. Фенотипическая корреляция между полными сестрами и братьями будет поэтому $t = r_g h^2 + c^2$. Вопрос заключается в том, будет ли выражение c^2 настолько велико, что его следует учитывать. Если требуется вычислить соответствующий коэффициент регрессии (b), как это делалось раньше в группах потомков, состоящих из полубратьев и полусестер, то это можно сделать следующим образом (Кинг, 1955):

$$b = \frac{mn \cdot 0,25h^2}{1 + 0,25h^2n(m+1) - 0,5h^2 + c^2(n-1)},$$

где m — число испытанных групп (пометов);

n — число испытанных поросят в группе.

Если c^2 настолько мало, что им можно пренебречь, то формула упрощается следующим образом:

$$b = \frac{mn \cdot 0,25h^2}{1 + 0,25h^2n(m+1) - 0,5h^2}.$$

Рисунок 163 показывает, как возрастает надежность испытания потомков при разном числе испытываемых групп на одного хряка (от разных матерей) и при разном числе поросят в группе, при условии, что выражением c^2 пренебрегают, а наследуемость признака составляет 0,6. Если из каждой группы

испытывается только один произвольно выбранный поросенок, то при испытании семи поросят надежность результатов будет в среднем такой же, как при испытании трех групп по четыре поросенка из помета в каждой, то есть 12 поросят. Для получения удовлетворительного результата при испытании потомства недостаточно, следовательно, испытать относительно большое число потомков, а надо, чтобы было представлено больше матерей. В противном случае результат будет слишком сильно зависеть от генетического качества матери или того небольшого числа матерей, от которых происходят поросята. Чем сильнее различия в условиях окружающей среды между различными группами, то есть чем больше компонент s^2 для корреляции внутри групп, тем важнее испытать много групп по различным матерям; тогда, как правило, необходимо уменьшить величину групп. При низкой наследуемости от увеличения размера групп теряют меньше, чем при высокой.

Следует ли при равном числе контролируемых свиней использовать большие или меньшие группы, является вопросом практической целесообразности. Если кормление на контрольной станции индивидуальное, как это имеет место на некоторых станциях Дании, на контрольный откорм можно ставить и одного (или двух) и четырех поросят с каждого помета. Там, где применяется групповое кормление четырех поросят, вопрос уже сложнее.

Те же отношения складываются и при испытании потомства петухов, например, на основе яйценоскости групп сестер.

Диаллельное и полиаллельное спаривание

Одна из возможностей элиминировать влияние групп матерей на результат испытания производителей по потомству заключается в проведении диаллельного или полиаллельного спаривания, которое применительно к свиньям и птице осуществить относительно легко, но применительно к крупному рогатому скоту значительно труднее из-за медленного размножения последнего. Если, к примеру, мы имеем возможность использовать для одновременного спаривания в одинаковых условиях с двумя различными хряками шесть свиноматок, то последних делят произвольно на две группы по три головы в каждой; одну группу спаривают с хряком А, а другую с хряком В. Для получения следующего опороса хрякам меняют группы маток. Таким образом, от каждого хряка получают шесть пометов в результате спаривания с обеими группами маток, и эти пометы можно сравнивать между собой. Различия в племенной ценности обоих хряков определяются по общим различиям между средними показателями потомков. Таким образом можно испытать трех или четырех хряков путем полиаллельного спаривания. Однако, если хряки должны дать одинаковое число пометов от всех маток, испытание потребует слишком много времени. Правда, это время может быть сокращено путем системы «ротационного спаривания» следующим образом.

| | Хряки | | | |
|---------------------------------|----------------|----------------|----------------|----------------|
| | № 1 | № 2 | № 3 | № 4 |
| Первое спаривание с матками . . | А и В И и С | С и D В и Е | Е и F D и G | Г и H F и А |
| Второе спаривание с матками . . | | | | |

Некоторые сравнения могут быть здесь сделаны непосредственно, как при диаллельном спаривании, другие же только косвенно. Так, например, хряки № 1 и 3 не могут сравниваться между собой, но оба могут сравниваться с № 2 и 4. Если в цепи сравнений выпадает какое-либо звено, то проваться с № 2 и 4. Если в цепи сравнений выпадает какое-либо звено, то проваться с № 2 и 4. Если в цепи сравнений выпадает какое-либо звено, то проваться с № 2 и 4. Если в цепи сравнений выпадает какое-либо звено, то проваться с № 2 и 4.

так сравнить со средним популяции. Это, вероятно, и является одной из причин того, что этот метод почти не имеет применения при испытании по потомству в практике разведения домашних животных.

Результаты испытания потомства могут быть использованы, с одной стороны, для проведения племенного отбора среди прошедших испытания особей и, с другой стороны, для отбора среди потомков (на основе показателей полубратьев и полусестер). Первая возможность является самой важной, но она требует, чтобы испытание потомков было проведено в ранний период жизни животного, чтобы его можно было использовать на племя в течение максимально большого времени. Здесь вступают в противоречие между собой два различных требования: первое — проведение испытаний на большом числе потомков для получения относительно надежных результатов, второе — испытание возможно большего числа животных для того, чтобы на основе этих данных можно было вести эффективную селекцию. Здесь нужен компромисс, главная цель которого должна состоять в получении возможно лучшего результата. В известной мере приходится жертвовать степенью надежности для того, чтобы иметь возможность испытать большее количество животных (см. стр. 422).

Испытание потомства всегда имеет тот недостаток, что интервал между поколениями удлиняется. Поэтому, как уже указывалось, результат испытаний должен использоваться в наиболее возможном масштабе и для определения племенной ценности «боковых» родственников. Молодого быка можно оценить очень рано на основе продуктивности полусестер, то есть на основе данных испытания по потомству его отца. Как мы уже отмечали, оценка по «боковым» родственникам очень важна, если мы имеем дело с признаками, ограниченными полом. До настоящего времени она применялась главным образом в птицеводстве, однако этот метод заслуживает внимания и в других отраслях животноводства.

Вообще для определения племенной ценности одной и той же особи следовало бы пользоваться несколькими различными критериями в первую очередь потому, что их можно применять в различное время. Самой первой является оценка по происхождению (прежде всего родителей), затем оценка на основе собственного фенотипа пробанда и «боковых» родственников и как завершающее звено — испытание по потомству. Эти методы можно также сочетать; нередко при этом важно одновременно учесть и собственный фенотип пробанда и его «боковых» родственников. Однако этот вопрос касается уже селекционного индекса, который мы рассмотрим в следующем разделе.

Селекционный индекс

Пользовательная ценность животного зависит, как правило, от большого числа признаков. Однако они не могут иметь одинаковое экономическое значение и не могут не зависеть друг от друга. Селекцию надо вести так, чтобы получить максимально желательный эффект в отношении сдвига генетической средней важнейших признаков популяции. Для этой цели были разработаны селекционные индексы, назначение которых — дать общее выражение племенной ценности названных признаков с учетом их взаимосвязанности (Хейзел, 1943). Селекционный индекс может основываться как на свойствах самого пробанда (фенотипе), так и на сочетании их с другими критериями племенной ценности, например с фенотипом полусестер и полубратьев или полных сестер и братьев.

При улучшении домашних животных в общем принимают в расчет относительное экономическое значение признаков. Так, если $\frac{1}{4}$ доходов овцеводства получают от продажи шерсти, а $\frac{3}{4}$ — от продажи откормочного молодняка, то имеются все основания при племенном отборе оценивать плодовитость овцематок (то есть производство ягнят) в 3 раза выше, чем настриг шерсти с них и ее качество. Далее необходимо принимать во внима-

ние наследуемость признака. Если последняя очень низка, селекция даст довольно скромный результат, и в этом случае нет смысла затрачивать труд на улучшение таких признаков. Наконец, продуктивные признаки бывают нередко взаимосвязаны, как, например, содержание жира и содержание белка в молоке (коэффициент фенотипической корреляции около $+0,6$) или удои за лактацию и содержание жира (коэффициент корреляции $-0,20$). Если корреляция хотя бы частично обусловлена генетически, то селекция по одному признаку будет оказывать известное влияние и на другой признак.

Корреляция между различными пользовательными свойствами домашних животных изучена недостаточно. Были проведены некоторые исследования, но лишь в немногих случаях удалось удовлетворительным образом выяснить долю наследственности и факторов внешней среды в фенотипической корреляции (в отношении корреляции между молочностью и жирномолочностью, а также между различными составными частями молока см. главу IX). Генетическая корреляция между двумя признаками может быть в основном приписана плеiotропии, то есть тому обстоятельству, что одни и те же гены влияют на оба признака. Другой причиной может быть сцепление между генами. Не следует, однако, упускать из виду и того, что вследствие постоянного кроссинговера происходит выравнивание. Если, например, ген высокой молочной продуктивности сцеплен с геном низкого содержания жира и если кроссинговер вообще имеет место, то таким образом может произойти сцепление генов высокой продуктивности с генами высокого содержания жира, и, в зависимости от скорости кроссинговера, эти оба сцепления будут иметь тенденцию достичь одинаковой частоты в пределах популяции. Перед тем как на одну из причин для обоснования корреляции при статистическом исследовании указывают на то, что популяция не находится в состоянии панмиксии. Если в рамках чистопородного разведения имеются группы с различными целями селекции, то сдвиги частот генов в отдельных группах будут носить различный характер. Другой причиной гетерогенности может быть иммиграция. Статистическая обработка материала целой породы без надлежащего учета гетерогенности популяции может показать корреляцию между признаками, которые вообще не коррелируют между собой генетически. Это явление можно назвать ложной генетической корреляцией. Для выяснения этих важнейших вопросов необходимы дальнейшие исследования.

Чтобы получить селекционный индекс для ряда пользовательных качеств данного вида домашних животных, нужно знать фенотипическую и генотипическую корреляцию между этими качествами, а также их наследуемость и относительную экономическую ценность. На этой основе вычисляются множественные регрессии общего генотипа (G) особи по различным пользовательным качествам, причем может быть получен селекционный индекс (I) для всех этих качеств вместе, который показывает максимальную корреляцию с G . Как наследуемость в узком смысле касается лишь аддитивного действия генов, так и селекционный индекс основывается на линейной связи и поэтому не учитывает эффекта гетерозиса, эпистаза или нелинейного взаимодействия между генотипом и окружающей средой. Чем больше доля общей изменчивости, обусловленная эффектами этого взаимодействия, тем меньшее значение будет иметь селекционный индекс.

В американских опытах по разведению свиней было создано и испытано несколько различных селекционных индексов. Так, на опытной станции штата Висконсин применялся следующий селекционный индекс для племенных свиней [100]:

$$I = 0,51X_1 + 7X_2 - 0,02X_3 + 0,5X_4,$$

где X_1 — число поросят в помете;
 X_2 — число поросят в возрасте 154 дней;
 X_3 — вес помета в возрасте 154 дней;
 X_4 — средний вес поросенка в возрасте 154 дней.

Вследствие различных причин корреляции между признаками (генотип или окружающая среда) известная доля регрессии может получить отрицательное значение, хотя признак сам по себе является благоприятным, как это имеет место в приведенном примере для веса помета в возрасте 154 дней. Вес помета кажется более пригодным для выражения эффекта внешней среды, чем для обозначения желательных генов.

Если корреляции между различными пользовательными свойствами настолько слабы, что ими можно пренебречь, то вычисление селекционного индекса значительно упрощается, потому что тогда нетто-регрессии получают из умножения h^2 на фактор значимости (w). Если отдельные признаки обозначить, как в приведенном выше примере, буквами $X_1, X_2, X_3, \dots, X_n$, наследуемость $X_1 - h_1^2$, а относительную хозяйственную ценность буквой w , то селекционный индекс можно получить из следующей формулы:

$$I = w_1 h_1^2 X_1 + w_2 h_2^2 X_2 + w_3 h_3^2 X_3 + \dots + w_n h_n^2 X_n.$$

Селекционный индекс может быть использован и для более эффективной селекции по нескольким признакам на основе собственной пользовательной ценности (P) особи и, например, среднему показателю семьи (полные или полубратья и полусестры). Лаш (1949) вычислил индекс (I) для индивидуальной селекции в сочетании с селекцией по семьям следующим образом:

$$I = P + w\bar{Y},$$

где P — фенотип особи;

\bar{Y} — средний фенотип семьи (пробанд включен в среднее семьи);

w — фактор значимости, показывающий относительное значение, которое следует придавать среднему показателю семьи по сравнению с продукцией особи, имеющей показатель 1. Фактор w вычисляется так, что корреляция между индексом селекции (I) и генотипом особи (G) достигает своего максимума:

$$w = \frac{n}{1 + (n-1)t} \cdot \frac{r_g - t}{1 - r_g},$$

Когда $c^2 = 0$, а, следовательно, $t = r_g h^2$, то

$$w = \frac{n r_g (1 - h^2)}{[1 + (n-1) r_g h^2] (1 - r_g)}.$$

Для неинбредированной и неотселекционированной группы полных братьев и сестер это выражение принимает вид:

$$w = \frac{2n(1 - h^2)}{2 + (n-1)h^2}.$$

Если, например, надо провести отбор племенных несушек из семейств полных сестер на основании продуктивности первого года яйцекладки до 1 февраля, а каждое семейство состоит из десяти неотселекционированных и неинбредированных полных сестер и если c^2 при этом равно 0, а $h^2 = 0,3$, то фактор значимости составит:

$$w = \frac{20 \times 0,7}{2 + 2,7} = \frac{14}{4,7} = 2,98 \text{ (округленно 3)}.$$

Таким образом, в этом случае среднее семьи (\bar{Y}) (группы полных братьев и сестер) надо оценивать в 3 раза выше, чем продукцию самой особи (P). Максимальный эффект селекции будет получен при

$$I = 0,25P + 0,75\bar{Y}.$$

Без сомнения, животноводы прошлых времен при определении племенной ценности животного по-своему оценивали значение различных признаков в их взаимоотношении друг с другом. Ныне же благодаря контролю продук-

тивности и анализу его данных мы обладаем глубоким знанием об изменчивости продуктивных признаков и в некоторых случаях о корреляциях между ними, что является более солидной основой для определения племенной ценности животных, чем глазомерная оценка деталей экстерьера. Работа с селекционным индексом представляет собой попытку проверить на практике методы более точные, чем те, которые применялись раньше.

VII. Испытание на нежелательные рецессивные гены

В каждой породе домашних животных встречаются некоторые нежелательные рецессивные гены (например, летальные), а также задатки других, более или менее тяжелых морфологических уродств или нарушений физиологических процессов (см. гл. VI). Некоторые рецессивные задатки могут быть несущественными для самого животного, но нежелательными с точки зрения животновода, например задаток красной окраски у черно-пестрого скота или рога у комолой породы.

Частота нежелательного рецессивного гена в популяции бывает стабильной, если между частотой мутаций (u) и селекцией существует равновесие, то есть, если при мутации образуется ровно столько же новых генов, сколько их элиминируется селекцией. В отношении летальных генов равновесие наступает тогда, когда частота мутаций равна частоте выщепления гомозигот. Каждая гомозигота возникает путем комбинации двух гамет, обе из которых несут один и тот же летальный ген. В случае смерти гомозиготы оба эти гена элиминируются. Если a полностью рецессивен по отношению к A и полностью летален в двойной дозе, то в приведенных ранее (стр. 361) относительных частотах размножения трех генотипов $1 AA : (1 - hs)aA : (1 - s)aa$ s будет равно 1, а h — нулю; в состоянии равновесия частота a равна \sqrt{u} . Если $2N$ генов мутируют в N локусах с частотой u в рецессивные летальные гены, то число таких генов в популяции составит $2N\sqrt{u}$. Если какой-либо вид домашних животных имеет 10 000 локусов, которые могут мутировать в летальные гены, а частота мутаций в среднем равна 10^{-6} , то на одну особь в среднем приходится $2N\sqrt{u} = 20\,000^{-3} = 20$ летальных генов. Вероятность того, что особь полностью свободна от таких генов, в этом случае практически равна 0. Тот факт, что выщепление летальных дефектов при случайном спаривании имеет все-таки относительно низкую частоту, объясняется тем, что оба партнера редко несут один и тот же летальный ген. Вероятность того, что они все же несут его, увеличивается в значительной мере благодаря инбридингу. Эта вероятность может возрасти также при повторном использовании мужских особей, происходящих из одной линии, даже если степень инбридинга относительно низка. В маленьких популяциях, например в пределах стада, частота определенных дефектных генов может временно быть значительно выше \sqrt{u} . Если в этом случае продолжают использовать производителей той же линии, выщепление может принять опасные размеры.

Если нежелательный рецессивный ген внутри популяции получил высокую частоту (x), возникает проблема выявления гетерозигот, чтобы исключить их из разведения. Исключение только гомозигот (aa) хотя и эффективно, но происходит слишком медленно, потому, что доля рецессивных генов $(1 - x)$ у гетерозигот скрыта. Если выщепление гомозигот составляет 1%, то $(1 - x) = 0,9$, а при выщеплении 4% гомозигот $(1 - x)$ составит около 0,8. Некоторые указания может дать таблица предков, но лишь в смысле основанного на известной вероятности предположения, что животное является носителем этих задатков. Так, примерно $2/3$ полных братьев и сестер и немного более $1/2$ полубратьев и полусестер являются выщепившимися гомозиготными носителями рецессивного гена, равно как и половина потомков известного носителя задатков. Какие особи являются носителями,

а какие нет, может быть решено только при испытании потомства. Чтобы устранение нежелательных генов было эффективным, такое испытание необходимо. Оно может быть проведено разными способами.

1. Самый большой эффект дает спаривание предполагаемого носителя задатка с рецессивной гомозиготой (aa), если она считается пригодной на племя. Вероятность того, что при повторных подобных спариваниях получится только доминантный тип, если пробанд гетерозиготен, равна $0,5^n$, где n — число потомков. Это шанс того, что пробанд не будет выявлен в числе носителей задатка. Если число потомков равно 5, то вероятность будет $1/32$ (то есть $P < 0,05$); при 7 потомках она равна $1/128$ (то есть $P < 0,01$), а при 10 только $1/1024$ (то есть $P < 0,001$).

2. Еще один способ заключается в спаривании с известной гетерозиготой (Aa). При спаривании $Aa \times Aa$ вероятность доминантного типа у потомков составит 0,75, а рецессивного — 0,25. Вероятность того, что носитель Aa при спаривании с известными гетерозиготами даст подряд n потомков доминантного типа и ни одного потомка рецессивного типа, равна $0,75^n$. Этот способ дает наиболее четкие результаты при применении его для выявления определенного рецессивного летального гена. Если рецессивный ген обладает высокой частотой, то собрать достаточное число гетерозиготных женских особей для испытания предназначенных на племя производителей должно быть относительно легко, в особенности у многоплодных животных и тех, которые дают в норме много потомков (свинья и птица).

3. Третий метод — спаривание пробанда с его собственным потомством. Если бык генотипа Aa используется на матках, свободных от гена a , то половина его дочерей будет носителями задатка. Если быка теперь спарить с этими дочерьми, то вероятность выщепления рецессивного типа будет 0,125, а вероятность того, что бык даст только телят доминантного типа — $0,875^n$. Этот метод пригоден вообще для выявления рецессивных генов, независимо от того, были ли они предварительно известны или нет. Следовательно, он обладает некоторым преимуществом, но не лишен и определенных недостатков: при всестороннем испытании пробанда в отношении рецессивных генов имеется опасность инбридинг-депрессии у потомства. Кроме того, этот метод требует больше времени, потому что дочери могут участвовать в испытании только по достижении ими половозрелого возраста. Вероятность того, что носитель задатка не будет выявлен, составляет $0,875^n$ и действительна в среднем для каждого рецессивного гена, который данная особь может нести. Если пробанд является носителем 20 рецессивных генов с отчетливым проявлением у гомозигот, тогда вероятность того, что все они будут обнаружены, будет $(1 - 0,875^n)^{20}$, а вероятность того, что ни один из них не будет обнаружен, — $0,875^{20n}$.

4. Наконец, еще один способ выявить носителей рецессивных задатков заключается в спаривании пробанда с дочерьми известного носителя. Вероятность не быть обнаруженным при этом методе испытания составит и в этом случае $0,875^n$, но опасности вырождения вследствие инбридинга нет. Этот метод, как и метод спаривания с известными гетерозиготами, экономит время, что чрезвычайно важно. Но, с другой стороны, он пригоден только для выявления рецессивного гена, о котором известно, что он был у матерей.

Эффективность различных методов испытаний в том случае, когда пробанд дает только одного потомка с каждой самкой, будет следующей (табл. 13).

При испытании потомства на рецессивный ген у многоплодных животных или у птицы по методу 3 или 4 нужно учитывать, сколько потомков дает пробанд с каждой самкой; при испытаниях по методу 1 и 2 это не имеет значения. Типичный пример — испытание хряка путем спаривания с его собственными дочерьми (К и н г, 1955). Если хряк гетерозиготен (Aa), то можно ожидать, что половина его дочерей будет иметь генотип AA , а половина — Aa . При спаривании с дочерью AA вероятность того, что потомки будут исключительно доминантного типа, равна 1, а при спаривании с дочерью Aa она составит $0,75^m$, где m — число поросят в помете. Средняя вероятность

того, что любая дочь даст только поросят AA , равна $[0,5 + 0,5(0,75)^m]$, а вероятность этого у n дочерей, если все они имеют пометы одинаковой величины, равна $[0,5 + 0,5(0,75)^m]^n$. Если величина пометов неодинакова, то каждый раз можно учитывать фактическую величину помета m_1, m_2, m_3 и т. д., в результате чего получим: $P_{Aa} = [0,5 + 0,5(0,75)^{m_1}] \cdot [0,5 + 0,5(0,75)^{m_2}] \cdot [0,5 + 0,5(0,75)^{m_3}]$ и т. д.

Таблица 13

| Схема спаривания | Вероятность (P) того, что Aa даст только потомков доминантного типа | Требуемое число потомков (n) для того, чтобы P_{Aa} уменьшилось до | | |
|---|---|--|------|-------|
| | | 0,05 | 0,01 | 0,001 |
| 1. $\begin{bmatrix} AA? \\ Aa? \end{bmatrix} \times aa$ | 0,5 | 4,3 | 6,6 | 9,9 |
| 2. $\begin{bmatrix} AA? \\ Aa? \end{bmatrix} \times Aa$ | 0,75 | 10,4 | 16,0 | 24,0 |
| 3. $\begin{bmatrix} AA? \\ Aa? \end{bmatrix} \times AA + Aa?$ | 0,875 | 22,5 | 34,5 | 51,7 |
| 4. $\begin{bmatrix} Aa \end{bmatrix}$ | | | | |

Если у всех дочерей имеется равное число поросят, то, чтобы уменьшить P_{Aa} до 0,05, 0,01 или 0,001, потребуется следующее число дочерей.

| | | Число родившихся поросят на каждую дочь | | | | | |
|--|-------|---|------|------|------|------|------|
| | | 8 | 10 | 12 | 14 | 16 | 20 |
| Требуемое число дочерей (n) на каждые m поросят, чтобы уменьшить P_{Aa} до | 0,05 | 5,0 | 4,7 | 4,5 | 4,4 | 4,4 | 4,2 |
| | 0,01 | 7,7 | 7,3 | 6,9 | 6,8 | 6,7 | 6,7 |
| | 0,001 | 11,6 | 10,9 | 10,4 | 10,2 | 10,1 | 10,0 |

Если с каждой из пяти дочерей хряк дает помет, состоящий не менее чем из 8—10 поросят без выщепления aa , то испытание можно считать приемлемым ($P_{Aa} < 0,05$). Напротив, испытание его с тремя дочерьми, каждая из которых дает по два помета общей численностью в 20 поросят, недостаточно. Для достижения определенной достоверности результатов лучше спарить хряка с несколькими дочерьми, чем получить большое число поросят от каждой дочери.

Много говорилось и писалось в специальной литературе о том, что опасность распространения летальных и сублетальных генов при искусственном осеменении возрастает. Эта опасность действительно существует в отдельных случаях, и ее не следует отрицать, но в среднем для большой популяции опасность распространения этих генов не увеличится, если использовать на искусственном осеменении больше производителей. При разумном проведении искусственного осеменения шанс на выбор быка, являющегося носителем известного летального гена, может быть не больше, чем при естественном спаривании. Если чаще используют быков, не являющихся носителями данного летального гена, то тем самым нейтрализуется эффект от слишком частого использования носителей этого гена. Это можно объяснить на следующем примере. Так, если в пределах одной породы распространены 200 различных летальных генов, а для искусственного осеменения используют быка, являющегося носителем двух таких генов, то, наряду с более широким распространением последних, распространение остальных 198 генов будет предотвращено. Этого обстоятельства, однако, никто не учитывает.

Допустим, что бык — носитель одного летального гена — используется на

станции искусственного осеменения, где от него получено 200 дочерей, составляющих $\frac{1}{5}$ всего поголовья коров, прикрепленных к данной станции. Позднее на той же станции для осеменения $\frac{1}{5}$ общего поголовья коров используют сыновей этого быка. Половина этих сыновей будут также носителями того же летального гена, и в потомстве можно ожидать 0,25% выщепления дефектных гомозигот ($= 0,2 \times 0,2$). Если первоначальный носитель летали был гетерозиготен по четырем различным дефектным генам, то общее выщепление составит 1%. Эти цифры могут дать некоторое представление о размерах выщепления при искусственном осеменении. Если при естественном спаривании влияние быков ограничивается только одним стадом, то частота выщеплений может принять здесь значительно большие размеры, чем при искусственном осеменении, где распределение их между различными стадами более равномерно.

В некоторых случаях ген, который в двойной дозе оказывается летальным или во всяком случае нежелательным, может увеличить свою частоту на основе желательного эффекта гетерозигот (сверхдоминирования), например гены ахондроплазии в породе декстер или гены карликового роста в некоторых породах мясного скота. Трудно сказать, в какой мере предпочтение гетерозигот (вследствие сверхдоминирования) способствовало у разных пород домашних животных общему подъему нежелательных рецессивных задатков, но эту возможность не следует упускать из вида. В маленьких популяциях этот подъем можно объяснить, по всей вероятности, случайным дрейфом.

Экономическое значение появления летальных и сублетальных генов среди пород домашних животных нередко переоценивается. Частота этих генов внутри породы всегда низкая. Разумеется, следует по возможности пытаться препятствовать их распространению, если это не требует слишком больших усилий. В первую очередь надо выбраковать известных носителей таких задатков. Далее следует испытать предполагаемых носителей. Каких маток назначать для этого контрольного спаривания — дочерей носителя или известных носительниц этих задатков, решается в каждом отдельном случае особо. Кроме того, надо тщательно взвесить, не превысят ли расходы на проведение испытания ожидаемых от него экономических преимуществ.

VIII. Разведение животных с точки зрения взаимодействия между генами, а также между генотипом и окружающей средой

Все, что говорилось ранее об определении племенной ценности животного, а также о селекции и селекционном эффекте в отношении количественных свойств, предполагает аддитивное наследование и прямолинейную регрессию переменных величин, влияющих на племенную ценность. В общих чертах это относится и к тем случаям, когда порода разводится «в себе» без применения инбридинга или скрещиваний между генетически различными группами и когда условия окружающей среды обнаруживают лишь умеренную изменчивость. При таких условиях животновод заинтересован лишь в общей племенной ценности животных. При других условиях может понадобиться учитывать и специальную племенную ценность, а также приспособленность животных к окружающей среде. Трудность заключается в том, что влияние этих факторов на вариацию между особями нельзя определять по общим принципам, а устанавливать экспериментально в каждом отдельном случае.

Когда в первую очередь дело идет об использовании сверхдоминирования, племенная работа должна быть направлена, с одной стороны, на то, чтобы по наиболее возможному числу пар аллелей, обнаруживающих желательный эффект гетерозиса, была достигнута гетерозиготность, а с другой стороны, — чтобы гены, обуславливающие для гомо- и гетерозигот в среднем понижение пользовательной ценности, были выбракованы.

Выбраковка нежелательных рецессивных генов, известных или неизвестных, может, как правило, протекать быстрее при применении определенного инбридинга с учетом его необходимости и устойчивости животных к инбридингу. Здесь целью инбридинга является не сильное повышение гомозиготности самой по себе, а лишь выявление нежелательных рецессивных генов в популяции.

Достигнуть гетерозиготности и благоприятного сочетания аллелей можно несколькими различными способами: межпородным скрещиванием, скрещиванием отдельных групп или инбредных линий в пределах одной породы и путем реципрокной повторной селекции. О практических возможностях последнего метода до сих пор почти ничего неизвестно, поэтому он требует дальнейшего экспериментального изучения. О возможности выводить инбредные линии, а затем использовать их во взаимном скрещивании известно из обсуждавшихся выше опытов американских исследователей. Однако нет уверенности в том, что жизнеспособность при скрещивании инбредных линий будет настолько велика, что сможет компенсировать потери, связанные с выведением и поддержанием этих линий.

Что путем скрещивания между собой соответствующих пород можно получить довольно значительное повышение продуктивности и жизнеспособности, уже говорилось. Тот же результат, хотя возможно и не так отчетливо выраженный, можно получить при скрещивании между собой различных породных групп. Разведение по группам, в особенности в связи с развитием искусственного осеменения, может позволить, с одной стороны, избежать инбридинга и, с другой, — получить эффект гетерозиса, если разделить всю породу на части, которые соответственно происхождению будут содержаться раздельно друг от друга, а мужские потомки этих групп будут использованы для скрещиваний с другими группами. Как при межпородном скрещивании, так и при скрещивании групп и инбредных линий можно рекомендовать ротационное скрещивание как метод разведения, обладающий известными преимуществами.

Если относительно большую роль играет эпистаз, то как массовая селекция, так и оценка по происхождению теряют свое значение, а значение селекции на основе средних показателей семьи возрастает; по показателям братьев и сестер можно сделать наиболее точные заключения о том, какие комбинации дадут самый благоприятный эффект взаимодействия. С помощью инбридинга различия между линиями могут быть выявлены более отчетливо, так что межлинейная селекция не исключается. При межлинейном скрещивании выясняется, какие линии дают наилучший эффект взаимодействия как в отношении эпистаза, так и в отношении эффекта гетерозиса. Новым методом подобного испытания является ди- или полналлельное скрещивание пород, групп или линий; однако из практических соображений не следует заходить дальше, чем до триаллельного скрещивания.

Если нелинейное взаимодействие между геном и внешней средой играет большую роль, то есть последовательность распределения особей при различных условиях внешней среды заметно отличается, то это должно приниматься в расчет при выборе животных на племя. В каждом сельскохозяйственном районе животные в результате племенной работы должны быть предельно приспособленными к преобладающим условиям внешней среды. Для этого надо вести учет и контроль продуктивности племенных животных при одинаковых условиях окружающей среды, характерных для данной зоны разведения. В различных сельскохозяйственных районах можно вести разведение по группам, чтобы постепенно создать массив скота, наиболее приспособленный к данным условиям. Если племенной материал завозной, то он должен происходить из таких районов, где условия окружающей среды близки к тем, которые преобладают в данной зоне разведения.

В животноводстве Великобритании мы находим много примеров генетической приспособленности различных пород к различным условиям окру-

жающей среды, начиная от плодородных областей южной и средней Англии до скудного шотландского высокогорья. Не исключено, что расщепление в разных породах зашло излишне далеко, но оно во всяком случае создало условия для выгодных межпородных скрещиваний, и эту возможность британские животноводы использовали в широких масштабах.

Нельзя отрицать, что взаимодействие между наследственностью и окружающей средой играет известную роль, так как оно отчетливо проявляется при перемещении животных из обычных условий в такие, которые сильно отличаются от обычных, например при завозе животных из Голландии или северной Германии в тропические или субтропические области. До сих пор, однако, нет еще доказательств тому, что в племенной работе следует учитывать ограниченную изменчивость факторов внешней среды, проявляющуюся в пределах одного сельскохозяйственного района. Отметим, что здесь имеется в виду лишь внешняя среда в собственном смысле, а не различия в желательных направлениях продуктивности животных или определенных пород. В опытах с однояйцевыми близнецами крупного рогатого скота не удалось показать наличие достоверного нелинейного эффекта взаимодействия между различными уровнями кормления. Вопрос о том, есть ли смысл пытаться приспособливать животных одного сельскохозяйственного района к различным условиям содержания в скотных дворах (уровень кормления, уход и т. д.), остается открытым, так как эти условия непостоянны и могут существенно измениться в течение нескольких лет. Уровень кормления зависит от плодородия почвы только отчасти, так как его можно регулировать в любом хозяйстве дополнительным завозом концентрированных кормов, даже если по хозяйственным соображениям этот завоз не может быть осуществлен в желательном объеме. Разведение животных, приспособленных к специальным условиям среды микрорайонов, было бы оправдано, если бы между типами почв и климатом имелись более существенные различия.

IX. Планирование животноводства

Первое, с чем сталкиваются при планировании племенной работы в стаде, группе или породе домашних животных, — это определение цели разведения: на какие признаки будет вестись племенная отбор и как эти признаки должны соотноситься друг с другом. От большинства видов и пород домашних животных мы получаем не один, а несколько различных ценных продуктов. Так, молочный скот дает не только молоко, но и мясо, овцы дают мясо и шерсть, а некоторые породы — и смушки, куры дают яйца и мясо и т. д. Поэтому при селекции, например, на повышение молочности коров мы вынуждены принимать во внимание целый комплекс признаков (удой за лактацию или за контрольный год, содержание жира и, возможно, содержание некоторых белков в молоке, форма лактационной кривой, развитие и форма сосков, легкость отдачи молока, плодовитость и т. д.). В птицеводстве учитывается не только число яиц за определенный промежуток времени, но и величина, форма и окраска яиц, состав яичной скорлупы, качество яиц, например консистенция яичного белка, наличие кровяных колец и т. д. Чтобы можно было рассчитывать на успех племенной работы, нельзя работать со слишком большим количеством признаков, а приходится ограничиваться лишь важнейшими из них.

Следующий вопрос — каким образом лучше всего организовать контроль и учет различных признаков, то есть как их взвесить или измерить. Контроль должен быть как можно более надежным, не слишком дорогим и технически доступным. В некоторых случаях эта работа может быть возложена на особые контрольные станции, например, испытание откормочных качеств свиней, испытание групп дочерей от различных быков, испытание яйценоскости и жизнеспособности кур и т. д. Однако нередко приходится ограничиваться полем контролем, где источники ошибок больше, но расходы значительно ниже.

Там, где взвешивание или измерение невозможно, приходится довольствоваться оценкой по баллам, несмотря на то, что этот метод дает больший простор для субъективных суждений. Регистрацию сведений о качествах животного не следует особо доверять владельцам, которые лично заинтересованы в сбыте животных; эту работу надо поручать людям со специальной подготовкой. Лучше, если руководство и надзор за контролем осуществляются официальным органом, например государственным учреждением или одним из сельскохозяйственных союзов или объединений.

Чтобы учесть изменчивость, обусловленную факторами внешней среды, можно либо стандартизировать эти факторы, либо при расчетах вносить поправку на их влияние. Если есть возможность учесть влияние условий внешней среды, не превышая при этом допустимых расходов, то ею не следует пренебрегать. В обычных хозяйственных условиях некоторая стандартизация факторов внешней среды может быть осуществлена, например, путем установления минимальных требований к уровню кормления и содержания молочных товарных стад, на материале которых проводится оценка быков по потомству. Примером поправки на негенетические причины изменчивости является поправка на возраст при отеле или число дней в день при вычислении удоя за лактацию.

Чтобы иметь возможность рационально спланировать племенную работу, нужно вначале получить надежные данные о происхождении животного. Здесь важная роль отводится исследованию групп крови (см. главу V). Далее нужно знать, какая часть фенотипической изменчивости различных признаков обусловлена генетически (то есть их наследуемость), а также их генетическую и негенетическую корреляцию друг с другом. Наследуемость большинства продуктивных признаков животных известна достаточно хорошо, но о их взаимной корреляции и причинах этой корреляции сведений очень мало. У многих пород молочного скота стремятся улучшить мясную продуктивность и качество мяса, то есть вывести комбинированные молочно-мясные породы. В качестве примера можно назвать черно-пеструю породу скота северо-западной Германии, Голландии и Швеции. Однако вопрос о возможности значительного улучшения молочного скота как производителя мяса без снижения его молочной продуктивности еще никогда не исследовался. В некоторых областях, где имеются излишки масла, актуальной задачей является повышение содержания белков в молоке, в первую очередь казеина, без увеличения содержания жира. Из-за тесной корреляции между содержанием жира и содержанием белка возможности повышения содержания последнего были бы относительно ограничены, если бы даже они существовали. Этот вопрос также требует дальнейшего изучения.

Требования рынка, которые в значительной мере определяют направление продуктивности, время от времени, а иногда и через короткие промежутки времени изменяются. Между тем сколько-нибудь значительное улучшение продуктивного типа животных путем племенного отбора может быть достигнуто через несколько поколений. Поэтому животноводы не могут следовать столь быстро изменяющимся требованиям рынка, а должны руководствоваться наиболее длительной его тенденцией. В этом случае важно уметь ее определить.

При разведении одного и того же вида животных могут ставиться различные цели. С этой точки зрения животноводов можно грубо разделить на тех, что разводят племенной материал на продажу, и тех, что выращивают пользовательных животных на продажу или для собственных нужд. Первые применяют как наиболее употребительный метод разведения умеренный инбридинг внутри какой-либо одной породы в сочетании со строгим отбором; здесь придается наибольшее значение экстерьеру и «породному типу». При разведении же пользовательных животных селекционеры должны полностью освободиться от формализма и вести селекционную работу так, чтобы как можно скорее получить экономический результат. При производстве суточных цыплят или молодок на продажу лучше всего, пожалуй, применять

межпородные скрещивания или скрещивания отдельных групп внутри породы, чтобы получить жизнеспособную птицу с хорошими продуктивными задатками. В этом случае потребность в чистопородной племенной птице может покрываться за счет покупки племенного материала, чтобы избавиться от работы по улучшению пород. То же относится и к производству поросят на продажу и выращиванию телят на откорм.

Каждый животновод должен точно уяснить себе цель разведения. После того как эта цель выяснена и решено, каких животных, племенных или пользовательных, будут разводить в первую очередь, остается еще определить метод разведения. Здесь мы не будем возвращаться к обсуждению различных методов скрещивания и возможных результатов скрещивания. Выведение гибридных линий и испытание их в скрещиваниях друг с другом едва ли возможно в мелких хозяйствах. Остается, следовательно, чистопородное разведение для постоянного улучшения материала. Рассмотрим, например, некоторые приемы работы по улучшению отдельных продуктивных признаков у домашних животных.

Отбор на высокую молочность у крупного рогатого скота при учете плодовитости может быть организован следующим образом.

Первый отбор как мужских, так и женских особей проводится на основе продуктивности и жизнеспособности матери и результатов испытания потомства отца (полусестры по отцу).

Второй отбор среди женских особей проводится на основе их собственной продуктивности. Испытание быка по потомству организуется так, чтобы оно было закончено как можно раньше, и второй отбор проводится на основе данных этого испытания. Пока будет получен его результат, быков используют на племя осторожно. Если данные испытания плохие, быков немедленно выбраковывают; если же получен хороший результат, их используют в самом широком масштабе.

В свиноводстве можно с успехом применять **массовый отбор** по многим признакам, которые проявляются у животных обоего пола и обнаруживают относительно высокую наследуемость (например, длина туловища и скорость роста). По признакам с низкой наследуемостью отбор должен в первую очередь основываться на данных «боковых» родственников (братьев и сестер) и испытании потомства. В птицеводстве еще большее значение имеет отбор на основе средних показателей полных сестер или полусестер. В отношении общей жизнеспособности и устойчивости к заболеваниям важнейшим критерием являются средние показатели по семьям. Оценка по потомству играет здесь меньшую роль, но в отношении яйценоскости она имеет большее значение.

Из методов определения племенной ценности животных особого внимания заслуживает интервал между поколениями. В этом отношении оценка на основе собственного фенотипа и по «боковым» родственникам имеет преимущество перед испытанием по потомству, так как она может быть проведена на значительно более раннем отрезке жизни индивидуума. Испытание по потомству дает наиболее надежные сведения о генотипе пробанда. Испытание производителей может быть решающим для прогресса животноводства, особенно в тех случаях, когда мы имеем дело с признаками, обладающими низкой наследуемостью, или признаками, ограниченными полом (молочность и яйценоскость), несмотря на тот недостаток данного испытания, что со стороны отца приходится рассчитывать на продолжительный интервал между поколениями.

Систематический инбридинг с целью значительного уменьшения генетической изменчивости между стадами нельзя считать методом разведения, пригодным для всех животноводов, из-за большой опасности вырождения. Однако можно успешно вести разведение по линиям для концентрации генов выдающихся племенных животных в одном стаде или линии. Результат инбридинга надо всегда тщательно контролировать, чтобы не рисковать жизнеспособностью и продуктивностью животных.

- Baird D. M., Nalbandov A. V. and Norton H. W., Some physiological causes of genetically different rates of growth in swine, *J. Animal Sci.*, 11, 292—300, 1952.
- Bishop G. R.-H., Inbred pigs — findings from current experiments, *The Agric. Rev.*, August 1—7, 1957.
- Bradford G. E., Chapman A. B., Grummer R. H., The effects of inbreeding, selection, linecrossing and topcrossing in swine. I, II & III, *J. Animal Sci.*, 17, 426—467, 1958.
- Briles W. E., Evidence for overdominance of the B blood group alleles in the chicken, *Genetics*, 39, 961—962, 1954.
- Clausen H., Züchterische Maßnahmen zur Verbesserung von Mastleistung und Schlachtkualität beim Schwein, *Landw. Angew. Wissenschaft*, 48, 5—39, 1953.
- Coleman T. H. and Jaap R. G., The topcross progeny tests of sires used for inbreeding in poultry, *Poultry Sci.*, 33, 958—965, 1954.
- Comstock R. E., Robinson H. F., Harvey P. H., A breeding procedure designed to make maximum use of both general and specific combining ability, *Agron. J.*, 41, 360—367, 1949.
- Craft W. A., Results of swine breeding research, *U. S. Dept. of Agr., Circ.*, 916, 1—51, 1953.
- Czekanowski J., Mendelistischen «Law of ancestral heredity». Weitere Betrachtungen über die Vererbungsgesetze von Mendel und Galton und das «Law of ancestral heredity» von Pearson., *Zeitschr. indukt. Abst. Vererbungslehre*, 64, 154—168, 1933.
- Deakin A., Muir G. W., Smith A. G., MacLellan A. S., Hybridization of domestic cattle and Buffalo (*Bison Americanus*). Progress Rpt Wainwright Experiment. Dept. of Agriculture. Canada. 1941.
- Donald H. P., Controlled heterozygosity in livestock, *Proc. Royal Soc., B.*, 144, 192—203, 1955.
- Dunn L. C., The effect of inbreeding and crossbreeding on fowls, *Verhandl. V. Internat. Kongress. Vererbungswissenschaft*, 1, 609, 1927.
- Düzgünes O., The effect of inbreeding on reproductive fitness of S. C. W. Leghorns., *Poultry Sci.*, 29, 227—235, 1950.
- Eaton O. N., Correlation of hereditary and other factors affecting growth in Guinea pigs, *U. S. Dept. of Agr. Techn. Bull.*, 279, 1932.
- Eaton O. N., Effect of crossing inbred lines of Guinea pigs, *U. S. Dept. of Agr. Techn. Bull.*, 765, 1941.
- Falconer D. S., Patterns of response in selection experiments with mice. Cold Spring Harbor Symposia on Quant., *Biology*, 20, 178—196, 1955.
- Fohrman M. H., McDowell R. E., Matthews C. A., Hilder R. A., A crossbreeding experiment with dairy cattle, *U. S. Dept. of Agr. Techn. Bull.*, 1074, 1—127, 1954.
- Fuchs M. H., Krueger W. F., A comparison of the genetic variance purebred and strain-crossed White Leghorns, *Poultry Sci.*, 36, 1120, 1957.
- Grüneberg H., Variation within inbred strains of mice, *Nature*, 173, 674—676, 1954.
- Hauser E. R., Dickerson G. E., Mayer D. T., Reproductive development of inbred and crossbred boars, *Missouri Agr. Exp. Sta. Res. Bull.* 503, 1952.
- Hawk H. W., I. Embryonic mortality in dairy cattle. II. Endocrine-controlled defense mechanisms of the uterus, *Diss. Abstr.* 16, 1757—1758, 1956.
- Hazel L. N., The genetic basis for constructing selection indexes, *Genetics*, 28, 476—490, 1943.
- Hazel L. N., Lush J. L., Inbreeding hogs, *Iowa Farm Sci.*, 2 (10), 1948.
- Heribert Nilsson N., Eine Prüfung der Wege und Theorien der Inzucht, *Hereditas*, 23, 236—256, 1937.
- Hodgson R. E., An eight generation experiment in inbreeding swine, *J. Heredity*, 26, 209—217, 1935.
- Hofmeyr J., A study of Danish and Swedish progeny testing methods for dairy bulls, *Kgl. Lantbrukshögskolans Annaler*, 22, 425—488, 1955.
- Hutt F. B., Cole R. K., Heterosis in an inter-strain cross of White Leghorns, *Poultry Sci.*, 31, 365—374, 1952.
- Jaap R. G., Grimes J. F., Coleman T. H., Purebreds, crossbreds and incrossbreds for egg production in the U. S. A., *Tenth World's Poultry Congress, Sect. A*: 42—45, 1954.
- Johansson I., On the results of fusion of the two dairy breeds Swedish Ayrshire and Red and White Swedish cattle, *Kgl. Lantbruksakad. Tidskrift*, 78, 401—448, 1939.
- Johansson I., Generationsintervallens längd inom svenska husdjursraser, *Kgl. Lantbruksakad. Tidskrift*, 88, 243—254, 1949.
- Johansson I., An analysis of data from the Danish bull progeny testing stations, *Zeitschr. Tierzucht. Züchtungsbiologie*, 63, 105—126, 1954.
- Johansson I., Leistungskontrolle und Nachkommenbeurteilung in der Schweinezucht, *Tagungsberichte*, 8, 85—102, 1956. Deutsche Akad. d. Landw.-Wissenschaften zu Berlin.

- Jones D. F., Dominance of linked factors as a means of accounting for heterosis, *Genetics*, 2, 466—479, 1917.
- Jones D. F., The effect of inbreeding and crossbreeding upon development, *Connecticut Agr. Exp. Sta. Bull.* 207, 1918.
- King H. D., Studies on inbreeding, *The J. Exp. Zoology*, 26 (1, 2), 27(1) and 29(1), 1919.
- King J. W. B., The use of testing stations for pig improvement, *Animal Breeding Abstr.*, 23, 347—356, 1955.
- Korkman N., Ljungstorp L., Lebensleistung der Nachkommen einer Kreuzung zweier Rinderrassen, *Z. f. Tierz. u. Züchtungsbiol.*, 70, 87—92, 1957.
- Krider J. L., Fairbanks B. W., Carroll W. E., Roberts E., Effectiveness of selecting for rapid and for slow growth rate in Hampshire swine, *J. Animal Sci.*, 5, 3—15, 1946.
- Krosigk v. C. M., Lush J. L., Effect of inbreeding on production in Holsteins, *J. Dairy Sci.*, 41, 105—113, 1958.
- Krueger W. F., Briles W. E., Woods J. J., Performance of topcross progeny from inbred males homozygous and heterozygous for B blood group alleles, *Poultry Sci.*, 35, 1153, 1956.
- Kutsal A., Untersuchungen über die Inzucht- und Verwandtschaft-verhältnisse und das Generationsintervall beim schweizerischen Braunvieh, *Zeitschr. Tierzucht. Züchtungsbiologie*, 63, 265—294, 1954.
- Laben R. C., Cupps P. T., Mead S. W., Regan W. M., Some effects of inbreeding and evidence of heterosis through outcrossing in a Holstein-Friesian Herd, *J. Dairy Sci.*, 38, 525—535, 1955.
- Lauprecht E., Ein Beitrag zur Darstellung von Zuchtverfahren, *Z. f. Tierz. u. Züchtungsbiol.*, 70, 122—132, 1958.
- Lerner M., Resistance of populations to change, *Proc. of Intern. Genetics symposia*, 1956, 520—521, 1957.
- Lush J. L., «Percentage of blood» and Mendelism, *J. Heredity*, 18, 351—367, 1927.
- Lush J. L., Family merit and individual merit as bases for selection, *Amer. Naturalist*, 81, 241—261, 262—379, 1947.
- Lush J. L., Theoretical consequences of breeding for the heterozygote, *Fifth Poultry Breeders Roundtable* (Chicago, Ill). 3—26, 1956.
- Lush J. L., Shearer P. S., Culbertson C. C., Crossbreeding hogs for pork production, *Iowa Agr. Exp. Sta. Bull.*, 380, 1940.
- Lush J. L., Lamoreux W. F., Hazel L. N., The heritability of resistance to death in the fowl, 27, 375—388, 1948.
- MacLaury D. W., Nordskog A. W., Effects of inbreeding on mortality in the domestic fowl, *Poultry Sci.*, 35, 582—585, 1956.
- Mason I. L., Robertson A., The progeny testing of dairy bulls at different levels of production, *J. Agr. Sci.*, 47, 367—375, 1956.
- McLaren Anne and Michie D., Variability of responses in experimental animals. A comparison of the reactions of inbred F_1 hybrid and random bred mice to a narcotic drug, *J. Genetics*, 54, 440—455, 1956.
- McPhee H. C., Eaton O. N., Genetic growth differentiation in Guinea pigs, *U. S. Dept. of Agr. Techn. Bull.* 222, 1931.
- McPhee H. C., Russell E. Z., Zeller J., An inbreeding experiment with Poland China swine, *J. Heredity*, 22, 393—403, 1931.
- Mueller C. D., A comparison of commercial inbred-hybrid chickens and first generation crossbreds from non-inbred stock, *Poultry Sci.*, 31, 166—170, 1952.
- Nordskog A. W., Ghostley F. J., Heterosis in poultry. I. Strain crossing and crossbreeding compared with closed flock breeding, *Poultry Sci.*, 33, 704—715, 1954.
- Pease M., Dudley F., Hybrid vigour in poultry, *Tenth World's Poultry Congress*, Sec. A, 45—49, 1954.
- Phillips R. W., Tosltov I. A., Johnson R. G., Yaks and yak-cattle hybrids in Asia, *J. Heredity*, 37, 162—170, 206—215, 1946.
- Rae A. L., Crossbreeding of sheep, *Animal Breeding Abstr.*, 20, 197—217, 287—299, 1952.
- Regan W. M., Mead S. W., Gregory P. W., The relation of inbreeding to calf mortality, *Growth*, 11, 101—131, 1947.
- Robertson A., Inbreeding and performance in British Friesian cattle, *Proceed. of the British Soc. Anim. Prod.*, 19, 87—92, 1954.
- Robertson A., Group size in progeny testing, *Biometrics*, 13, 442—450, 1957.
- Robertson A., Rendel J. M., The use of progeny testing with artificial insemination in dairy cattle, *J. Genetics*, 50, 21—31, 1950.
- Robertson A., Rendel J. M., The performance of heifers got by artificial insemination, *J. Agr. Sci.*, 44, 184—192, 1954.
- Robertson A., Mason I. L., The progeny testing of dairy bulls. A comparison of special stations and field results, *J. Agr. Sci.*, 47, 377—381, 1956.
- Robertson A., Stewart A., Ashton E. D., The progeny assessment of dairy sires for milk. The use of contemporary comparisons, *Proc. British Soc. Animal Prod.* 43—50, 1956.

- Robertson F. W., Selection response and the properties of genetic variation. Cold Spring Harbor Symposia Quant. Biology, 20, 166—177, 1955.
- Robertson F. W., Reeve E. C. R., Heterozygosity, environmental variation and heterosis, *Nature*, 170, 286, 1952.
- Schmidt J., Schwarzbunte Niederungskühe und Jersey-Bullen. Kreuzungsversuche und ihre Auswertung, *Züchtungskunde*, 20, 29—39, 1948.
- Schultz F. T., Briles W. E., The adaptive value of blood groups genes in chickens, *Genetics*, 38, 34—50, 1953.
- Shoffner R. N., Sloan H. J., Winters L. M., Canfield T. H., Pilkey A. M., Development and performance of inbred lines of chickens, *Minn. Agr. Exp. Sta. Techn. Bull.* 207, 1953.
- Skaller F., Heterosis from crisscross breeding in poultry, *Tenth World's Poultry Congress*, Sec. A, 59—64, 1954.
- Squiers C. D., Dickerson G. E., Mayer D. T., Influence of inbreeding, age and growth rate of sows on sexual maturity, rate of ovulation, fertility and embryonic survival, *Missouri Agr. Exp. Sta. Res. Bull.* 494, 1952.
- Stephenson A. B., Wyatt A. J., Nordskog A. W., Influence of inbreeding on egg production in the domestic fowl, *Poultry Sci.*, 23, 510—517, 1953.
- Stewart A., Levels of inbreeding in New Zealand pedigree Jersey cattle, *Proc. New Zealand Soc. Anim. Prod.* 14, 96—102, 1954.
- Swett W. W., Matthews C. A., Fohrman M. H., Effect of inbreeding on body size, anatomy and producing capacity of grade Holstein cows, *U. S. Dept. of Agr. Techn. Bull.* 990, 1949.
- Tyler W. J., Chapman A. B., Dickerson G. E., Growth and production of inbred and outbred Holstein - Friesian cattle, *J. Dairy Sci.* 32, 247—256, 1949.
- Warwick B. L., Berry R. O., Intergeneric and intra-specific embryo transfer in sheep and goats, *J. Heredity*, 40, 297—303, 1948.
- Waters N. F., Lambert W. V., Inbreeding in the White Leghorn fowl, *Iowa Agr. Exp. Sta., Res. Bull.* 202, 1936.
- William O. S., Craft W. A., An experimental study of inbreeding and outbreeding swine. Oklahoma Agr. Exp. Sta., *Techn. Bull.* 7, 1939.
- Winters L. M., Rotational crossbreeding and heterosis, *Heterosis*, 371—377 (Ames Iowa), 1952.
- Winters L. M., Comstock R. E., Hodgson R. E., Kiser O. M., Jordan P. S., Dailey D. L., Experiments with inbreeding swine and sheep, *Minnesota Agr. Exp. Sta. Bull.* 364, 1947.
- Winters L. M., Kiser O. M., Jordan P. S., Peters W. H., A six years study of crossbreeding swine, *Minnesota Agr. Exp. Sta. Bull.* 320, 1935.
- Wright S., Systems of mating, *Genetics*, 6, 111—178, 1921.
- Wright S., The effects of inbreeding and crossbreeding on Guinea pigs. I. Decline in Vigor. II. Differentiation among inbred families. III. Crosses between highly inbred families, *U. S. Dept. of Agr. Bull.* 1090—1121, 1922.
- Wright S., Mendelian analyses of pure breeds on livestock. II. The Duchess family of Shorthorn as bred by Thomas Bates, *J. Heredity*, 14, 405—422, 1923.
- Wright S., Evolution in Mendelian populations, *Genetics*, 30, 97—159, 1931.
- Wright S., Eaton O. N., The persistence of differentiation among inbred families of Guinea pigs, *U. S. Dept. of Agr., Techn. Bull.*, 103, 1929.
- Wright S., Maphae H. C., Mendelian analyses. III. The shorthorns, *J. Heredity*, 16, 205—215, 1925.
- Yao T. S., Eaton O. N., Heterosis in the birth weight and slaughter weight in rabbits, *Genetics*, 39, 667—676, 1954.

ГЛАВА ПЯТНАДЦАТАЯ

Планирование и практика разведения различных видов домашних животных

Проф. д-р Г. Лёрчер

*Институт животноводства высшей технической школы,
Цюрих, Швейцария*

Целью разведения животных является выращивание здоровых и продуктивных животных, которые в условиях данной местности могут наиболее эффективно превращать получаемый корм в продукты, необходимые для жизнедеятельности человека. Это достигается систематическим отбором пригодных для этой цели животных, их размножением и созданием в период их выращивания и использования таких условий окружающей среды, которые соответствуют их задаткам. Поэтому предпосылкой любой разведенческой работы является постановка вполне определенной и ясной племенной цели, которая и будет критерием для суждения о пригодности животных для племенного использования.

При определении цели разведения наряду с хозяйственными и производственно-техническими условиями следует учитывать также и природные условия (климат, типы почв) данной местности, чтобы искусственный отбор был созвучен естественному в той мере, в какой он может еще оказать свое влияние. К числу естественных факторов, которыми существенным образом определяются требования, предъявляемые к животным в отношении способности к терморегуляции и сопротивляемости некоторым болезням, относятся климатические условия. Ровный морской климат с равномерной температурой и влажностью воздуха предъявляет наименьшие требования к приспособляемости и устойчивости животных к условиям внешней среды и способствует, в свою очередь, тому, что животные превращают большую часть приобретенной энергии непосредственно в формы, приемлемые для человека. В тропической и субтропической зонах, напротив, устойчивость животных к высоким температурам и их сопротивляемость определенным инвазиям и болезням в значительной степени определяет рентабельность животноводческого хозяйства. Поэтому данному фактору следует уделить особое внимание при определении цели разведения. Континентальный и высокогорный климат с большими сезонными и суточными колебаниями температуры и влажности воздуха также предъявляет повышенные требования к развитию и упражнению всех механизмов регуляции. Более жесткие условия сами по себе требуют большей затраты энергии для поддержания жизни. Чувствительность отдельных видов домашних животных к климату неодинакова: так, лошадь и мелкий рогатый скот менее чувствительны, чем крупный рогатый скот, свиньи и куры. Хотя современная строительная техника и облегчает в какой-то мере разрешение проблемы климата, однако в большинстве случаев (по меньшей мере в отношении крупных домашних животных) это связано с чрезмерно большими расходами.

Тип почвы следует рассматривать как фактор, ограничивающий производство кормов. Последнее играет существенную роль при выборе

целесообразного формата и живого веса животных, предназначенных для разведения. Это особо относится к содержанию жвачных животных на тех кормах, которые производятся в хозяйстве. Легкие и бедные кормами почвы непригодны для крупных и требовательных животных. При разведении пастбищных животных следует принимать во внимание и рельеф почвы. Животные, которые много передвигаются по дорогам и пересеченной местности, должны соответственно обладать сильным двигательным аппаратом.

Правильная оценка условий местности при определении желательного типа животных приводит к гармоническому соответствию индивидуума условиям данной местности и находит свое выражение в устойчивости породы. Хотя в связи с промышленным производством кормов и современной техникой зависимость животных от климата и почвы ослабевает, а в птицеводстве при новейших методах содержания она даже исключается, однако при перемещении животных из привычных для них условий в новые, более жесткие, связь их с той средой, где происходило формирование вида, проявляется в способности к акклиматизации.

Требования рынка и производственные отношения, со своей стороны, определяют направление использования и решают вопрос об одностороннем или комбинированном использовании животных. Следует также принимать во внимание требования рынка в отношении качества продуктов животноводства.

С точки зрения техники разведения одностороннее направление животноводства создает меньшие трудности. Оно позволяет не только достигнуть максимальной продуктивности, но и дает большую уверенность в наследовании. В хозяйстве, производящем продукцию для рынка, отдается предпочтение одностороннему направлению, так как специализация позволяет максимально рационализировать хозяйство. Однако животное с односторонним направлением продуктивности труднее приспособляется к изменениям условий содержания и сбыта. Крестьянское хозяйство, рассчитанное на самоснабжение, предпочитает поэтому разведение животных с комбинированным направлением продуктивности. Возможность перенести центр тяжести на то или другое направление при племенном отборе или в процессе производства гарантирует владельцу большую маневренность и уменьшает риск, а также обеспечивает более широкие области распространения.

Установление цели разведения практически больше зависит не от желания отдельного животновода, а от круга задач, поставленных перед животноводческим объединением. От животновода зависит в большей мере выбор породы и индивидуальные качества стада в рамках установленных для породы требований, и он решает также, какое направление — племенное или товарное — будет иметь его хозяйство.

I. Разведение лошадей

Тесная связь лошади с историческим развитием человеческого общества привела к тому, что в коневодстве раньше, чем в других отраслях животноводства, начался отбор и выведение тех типов лошади, которые отвечали специальным требованиям. Некоторые из распространенных и поныне пород лошадей являются продуктом отбора, длившегося в течение многих поколений, в то время как другие, отвечающие изменяющимся культурным и экономическим требованиям, сформировались окончательно лишь в последнее время. Одностороннее использование лошадей в работе (как верховое или как транспортное животное) позволяет дифференцировать их при отборе по скорости движения и тяговому усилию. Крайними формами выражения этого отбора стали резвая и легкая верховая лошадь и сильная и тяжелая упряжная лошадь. Между этими крайними формами существует бесконечное число переходных форм.

Направления разведения

По происхождению и способу использования лошадей все многообразие направлений разведения можно сгруппировать следующим образом.

| | | |
|-------------------------------------|-------------------------------------|------------------------|
| Разведение чистокровных лошадей | Скаковая лошадь | Лошади быстрого аллюра |
| Разведение полукровных лошадей | Верхово-упряжная лошадь (охотничья) | |
| | Упряжно-верховая (кадетская) | |
| Разведение «холоднокровных» лошадей | Рабочая лошадь Мелкие лошади | Шаговые породы |

Классификация по «степени кровности» проста и удобна, однако не дает четких границ между лошадьми «теплогровных» и «холоднокровных» пород. В понятие «кровь» входит темперамент, закаленность и выносливость. К чистокровным лошадям относятся арабская лошадь (восточная чистокровная ОХ) и английские чистокровные лошади (ХХ), зарегистрированные в Главной племенной книге.

Арабская лошадь происходит из аравийско-сирийских пустынных областей и считается прототипом благородной верховой лошади. Ее небольшой рост (140—150 см) хотя и ограничивает ее резвость, однако по своей выносливости, смелости и неприхотливости она стоит вне конкуренции. По отношению к своим размерам арабская лошадь имеет довольно большой вес. Ее просторные энергичные движения позволяют ей резво и уверенно передвигаться по любой местности.

Английская чистокровная лошадь берет свое начало преимущественно от восточных лошадей (арабской и варварийской) и формировалась как порода в течение многих поколений путем испытаний на скачках. Тип ее отвечает определенному назначению и не отличается однородностью, рост варьирует от 150 до 170 см и более. Ни одна другая лошадь не может сравниться с ней в крепости, выносливости, смелости и прежде всего резвости. Движения ее экономичны, ход низкий, чем и объясняется ее непревзойденная резвость. Эти качества делают чистокровную верховую лошадь незаменимой при формировании всех тех пород лошадей, от которых требуется выносливость на быстром аллюре. Как особое направление в коневодстве рассматривается чистопородное рысистое коневодство, где выведена рысистая порода, обладающая максимальной резвостью на рыси. Ее выносливость, неприхотливость и спокойный темперамент позволяют использовать ее в сельском хозяйстве. В экстерьере отмечается тенденция к более крупной лопатке с длинной косой плечевой костью, к переразвитости и более свислому крупу, то есть тем качествам, которые способствуют более далекому выносу передней конечности и энергичному толчку задними.

В разведении полукровных лошадей сконцентрированы те направления, которые дают лошадей как под верх, так и в упряжку. Подразделение на верхово-упряжных и упряжно-верховых лошадей указывает на возможность перенесения центра тяжести при разведении на один из этих типов использования. Полукровное коневодство охватывает все переходные формы от легкой, охотничьей лошади (англо-арабской) до тяжелой, но быстроходной упряжной лошади (ольденбургской), в зависимости от степени кровности и наследственной конституции. Для них характерны сухие конечности с четко очерченными суставами и сухожилиями, горячий темперамент, выносливость и доброезжесть. Чистокровных и полукровных лошадей относят к быстроаллюрным породам, от которых требуется преимущественно движение на галопе и рыси.

К «холоднокровным» породам относятся среднетяжелые и тяжелые шаговые лошади, которые работают главным образом на медленном аллюре.

Это массивные животные с сильными, скорее круглыми, конечностями менее четко очерченными суставами и спокойным темпераментом. Наиболее тяжелые достигают живого веса до 1000 кг. По происхождению их относят к западной лошади, за исходную форму которой принимают тяжелую лошадь четвертичного или дилувнального периода. Четкой границы между холоднокровными и тяжелыми теплокровными породами нет, и здесь также имеются переходные формы.

Наконец, к группе мелких лошадей относят все формы, у которых высота холки составляет 120—147 см. Карликовых лошадей ниже 120 см называют пони. Их используют под верх для детей, в запряжке и под вьюком в садоводстве и овощеводстве, в небольших крестьянских хозяйствах, расположенных на песчаных и болотистых почвах, и в горах. Это нетребовательные к корму и содержанию животные, отличающиеся выносливостью и добро нравом; значение их как вспомогательной тяговой силы в хозяйстве в последнее время даже возросло. Наряду с английским кобом и многочисленными представителями британских пони широко распространены норвежские фиордовые, а также гафлингские лошади, польские козики и гуцульские лошади.

Основы племенного отбора

Происхождение

В разведении лошади главную роль играет племенной отбор и подбор внутри породы (по принципу чистого разведения). Происхождение определяется путем контроля за спариванием (ведение племенных записей) и мечения потомства. Для доказательства идентичности животных и их принадлежности к той или иной породе используются приметы — масть и отметины (например, на шее, на спине или на задней ноге). Классическим примером разведения по происхождению служит «Дженерал Студбук» — племенная книга английских чистокровных лошадей, закрытая после 1791 г. для лошадей других «кровей». С тех пор в последующих ее томах регистрируются только потомки занесенных в первый том родителей, так что всю родословную чистокровных лошадей можно восстановить полностью. По Нуреттину и Селухатину (1935), в первоначальной зоне разведения арабской лошади сведениям о происхождении (особенно по материнской линии), сообщавшимся устно, также придавалось большое значение.

Знание родителей и более далеких предков само по себе позволяет лишь сделать заключение о родственных связях внутри породы и об ее отдельных представителях. Оно совершенно необходимо при решении вопроса о методе разведения. В племенной работе знание родословной имеет дополнительную ценность, если мы располагаем исчерпывающими сведениями о телосложении, темпераменте и работоспособности предков.

Конституция и темперамент

Выполнение работы на быстроту движения, как и на большое тяговое усилие, обусловлено механикой и моторикой лошади. Поэтому конституции лошади наряду с нормально функционирующим аппаратом дыхания и кровообращения придается особое значение. Размеры и пропорции телосложения, обращения придает особое значение. Размеры и пропорции телосложения, обращения придает особое значение. Размеры и пропорции телосложения, обращения придает особое значение. Размеры и пропорции телосложения, обращения придает особое значение.



Рис. 164. Сравнение жеребенка с его родителями и родителями родителей позволяет дать предварительную оценку его развития:
справа — жеребенок в возрасте 1½ лет; в центре — его мать 6 лет и слева — бабка 17 лет.

руются на скелете, а также форма головы, развитие и постановка конечностей, относительно мало зависящие от кормления и содержания, обладают высокой наследуемостью; поэтому по их фенотипической выраженности можно сделать довольно надежное заключение о закреплении их в гепотипе. Правда, в отношении лошади таких исследований не проводилось, однако частое появление некоторых особенностей формы головы и конечностей и типа аллюра подтверждают эту точку зрения.

Телосложение лошади оценивается в раннем возрасте, и опытный животновод уже с первых дней жизни жеребенка может определить его тип. Разумеется, от ошибок не гарантирован даже самый лучший знаток, но здесь ему может помочь сравнение по памяти особенностей сложения жеребенка с его родителями или более отдаленными предками в соответствующем возрасте (рис. 164). В результате таких сравнений, к которым животновод неоднократно возвращается на протяжении всего периода выращивания животного, он накапливает опыт, позволяющий ему сразу же после рождения жеребенка решить, насколько удачным был подбор родителей и есть ли смысл повторить эту комбинацию. Этот же опыт позволяет ему интуитивно оценить доли влияния наследственности и окружающей среды на развитие молодого растущего животного. Именно такие знания, а не те, которые можно почерпнуть из официальных племенных книг, являются залогом успеха селекционной работы.

С оценкой телосложения лошади связана также оценка ее *н р а в а и т е м п е р а м е н т а*. Выполнение лошадью определенной работы связано с вмешательством человека, поэтому все ее продуктивные возможности могут быть реализованы лишь тогда, когда существует гармоническое равновесие между всеми физическими факторами и факторами, обуславливающими особенности ее поведения. Такой порок, как прикуска, а также злобность, ляганье и кусание, строптивость, недоброезжесть и пугливость, если только это не объясняется плохим обращением с животным, нетерпимы

выдающихся показателей. Известны случаи, когда аутсайдеры¹ выигрывали трудные скачки, но это никогда не удавалось лошади с «плохим телосложением». При племенном отборе нужно постоянно обращать внимание на правильное развитие отдельных статей, так как они наследуются самостоятельно; компенсации же не могут сохраняться и наследоваться, а возникают лишь из удачного сочетания наследственных качеств родителей. При оценке внешнего облика при племенном отборе следует уделять внимание и нормальному развитию глаз, в особенности у беговых лошадей. Такие признаки, как промеры туловища, точки измерения которых фикси-

¹ Аутсайдер — лошадь, имеющая, казалось бы, мало шансов на выигрыш, не входящая в число фаворитов. — Прим. ред.

у племенных лошадей. Быстроаллюрные лошади должны отличаться горячим, но хорошим нравом. Упряжные лошади, напротив, могут быть более спокойными.

От лошадей, предназначенных на племя, требуется также плодовитость и долголетие. У молодняка, кроме выраженности первичных и вторичных половых признаков и признаков, свидетельствующих о хорошем состоянии здоровья, нельзя определить эти качества. Поэтому их следует оценивать косвенным путем при оценке происхождения.

Испытания работоспособности лошадей

Испытания на резвость. Проведение ипподромных состязаний считается одной из наиболее старых форм испытаний на резвость и основой селекции по этому показателю. Скачки на галопе под жокеем или бег на рыси в качалке причисляются к трудным и жестким испытаниям. В странах с чистопородным коннозаводством ежегодно проводятся так называемые классические скачки на различные дистанции для лошадей разных возрастных групп. Для двухлеток установлены дистанции 1000—1600 м, для трехлеток и лошадей старшего возраста — 1400—3000 м. Для последующего племенного использования лошади важно, чтобы наряду с местом в классификационной таблице принимались во внимание результаты, показанные лошадью при испытаниях на резвость, и поведение ее в поле при изменении внешних условий (погоды, почвы). Чтобы получить наиболее полное представление об особенностях поведения лошади, ее резвости и выдержанности, надо следить за ней и во время тренировок и на ипподроме.

Лучшее время, показанное в классических скачках на различные дистанции, было следующее (Уппенберн [88]):

| | | | |
|------------------|---------------|------------------|-----------------|
| 1000 м | 59,6 сек | 2200 м | 2 мин. 16,6 сек |
| 1400 » | 1 мин. 25,9 » | 2400 » | 2 » 28,8 » |
| 1600 » | 1 » 37,8 » | 2600 » | 2 » 41,8 » |
| 2000 » | 2 » 2,3 » | 2800 » | 2 » 56,4 » |

При установлении рекордов надо принимать во внимание условия ипподрома. Так, рекордом ипподрома Эпсом в английском дерби на дистанции свыше 2414 м считается время, показанное в 1936 г. жеребцом Махмудом, — 2 мин. 33,8 сек., тогда как в Европе дистанцию дерби 2400 м рысаки пробегали нередко меньше чем за 2 мин. 30 сек. Ипподром Эпсом считается очень тяжелым по условиям ипподрома.

Мировые рекорды для рысakov на 1 милю следующие:

| | |
|---|--|
| Жеребцы-двухлетки (Янки Ласс) | 1 мин. 59 ¹ / ₅ сек. |
| Кобылы-двухлетки (Стенографер) | 2 » 01 » |
| Жеребцы трехлетки (Титан Гановер) | 1 » 58 » |
| Кобылы-трехлетки (Стенографер) | 1 » 59 ¹ / ₅ » |
| Жеребцы-четырёхлетки (Сенсер Скотт) | 1 » 57 ¹ / ₄ » |
| Кобылы-четырёхлетки (Розалинда) | 1 » 59 ¹ / ₄ » |
| Жеребцы пяти лет и старше (Старс Прайд) | 1 » 57 ¹ / ₄ » |
| Кобылы » » » » (Розалинда) | 1 » 56 ³ / ₄ » |

На других дистанциях лучшим временем считается:

| | |
|--------------------------------|--|
| 1/4 мили (Улан) | 27 сек. |
| 1/2 » (Улан) | 56 ¹ / ₄ сек. |
| 3/4 » (Петер Манинг) | 1 мин. 28 ¹ / ₄ сек. |
| 11/16 » (Проксими) | 2 » 06,2 » |
| 11/8 » (Проксими) | 2 » 14,3 » |
| 11/4 » (Принто Дон) | 2 » 30,3 » |
| 11/2 » (Грейхаунд) | 3 » 02 ¹ / ₂ » |
| 2 » (Грейхаунд) | 4 » 06 » |

Эти показатели также не могут быть достигнуты на каждом ипподроме.



Рис. 165. Проверка состояния лошади после испытания на рысь на дистанции 1 км.

1846 г. на Берлинском ипподроме. В настоящее время этой цели служит сконструированная Коллинсом динамометрическая телега. Существует два метода испытаний тягового усилия лошадей: 1) зачетные испытания с постоянным грузом на длинных дистанциях; 2) прогрессивно нарастающие испытания с постепенно возрастающим сопротивлением в нескольких подходах на коротких дистанциях до полной остановки лошади. (О способах проведения таких испытаний см. том I, глава X). При отборе на племя следует учитывать, что зачетные испытания способствуют выявлению более резвых лошадей. Прогрессивно нарастающие испытания, напротив, дифференцируют лошадей по их способности выполнять работу и тем самым обуславливают выявление тяжелых рабочих лошадей. Испытания тягового усилия более легких упряжных и комбинированных пород дополняются испытанием на рыси при легкой работе на дистанции 1000 м с учетом времени и испытанием на шагу на короткой (100—200 м) дистанции с определением времени, длины шага и числа шагов. Эти показатели дополняются измерением пульса, частоты дыхания, температуры тела и определением возбудимости и общего состояния животного (рис. 165). Из сравнения этих физиологических показателей при работе и в состоянии покоя определяются тренировочные кондиции лошади.

Лучшая кондиция характеризуется более слабым повышением частоты пульса и температуры тела при усиленной работе. У 4—5-летних племенных жеребцов частота пульса увеличивается, по Дженни (1948), от 39,3 в минуту до испытания до 74,5 после работы на шагу с 1000 кг груза на дистанции 12 км. Даже при относительно небольшом сопротивлении движению отмечается усиление сердечной деятельности, связанное с темпераментом и полом. Для правильной оценки работоспособности лошади результаты испытаний должны быть дополнены физиологическими показателями. Последние, однако, сами по себе не могут служить мерой работоспособности животных.

Испытание по потомству

В коневодстве, как и в других отраслях животноводства, окончательное суждение о племенной ценности животного можно вынести только после оценки качества и производительности его потомства. В чистопородном конеразведении количество потомков, получаемых из года в год от определенного производителя, дает возможность непосредственно оценить его племенные качества. Такая оценка с привлечением данных о результатах.

показанных этими потомками на ипподроме, очень важна для успешной племенной работы.

В «полукровном» и «холоднокровном» конеразведении испытание по потомству семей и линий ограничивается большей частью оценкой по экстерьеру вани признаков телосложения жеребца. Обработка результатов испытаний и тяжелой и легкой упряжной лошадей не могут быть просто измерены в килограммах. За небольшими исключениями, испытания производительности рабочих лошадей проводятся в очень ограниченном масштабе и на животных, предварительно отобранных по экстерьеру. При таких условиях результаты этих испытаний имеют меньшую ценность для испытаний потомства. Долголетие и длительное племенное использование производителя и матки облегчают проверку по потомству. С другой стороны, если племенное использование лошади начинается поздно и она отличается продолжительной жеребостью, то это замедляет смену поколений. При таких условиях достаточное для племенной оценки производителя количество потомства может быть получено от него лишь в 8—9-летнем возрасте.

Учитывая высокую капитальную стоимость лошади и большие издержки на выращивание, уход и кормление, нужно как можно раньше выбраковывать негодных к использованию на племя особей. То обстоятельство, что тип телосложения является важной основой рабочей производительности животного и ее можно определить у особей обоего пола, придает в коневодстве относительно большее значение отбору по экстерьеру и показателям продуктивности, нежели отбору по испытаниям потомства.

Выбор жеребца и кобылы на племя

Общая оценка и отбор пригодных на племя животных проводится в большинстве стран государственными служащими или уполномоченными животноводческих объединений в форме государственного одобрения и признания этих животных годными для занесения в племенную книгу.

Оценивают их в первую очередь по экстерьеру, где решающее значение придается выраженности породы и пола, здоровью, отсутствию наследственных дефектов, правильности телосложения и аллюра. Тем самым выполняются единые для всей зоны разведения минимальные требования к типу животных в соответствии с нижней границей селекции. Необходимым условием, по меньшей мере для жеребцов-производителей, а во многих случаях и для кобыл, является доказанное происхождение. Так как первичная оценка племенных качеств животных проводится в возрасте, когда ни выраженность

Таблица 1

Изменение частоты пульса и температуры тела у лошадей до и после испытания в зависимости от степени тренированности (кобылы и меринки)
(По Брунеру, 1912)

| Испытуемая группа | Среднее тяговое усилие, кг | Частота пульса | | Температура тела, °C | |
|--|----------------------------|----------------|-----------------|----------------------|-----------------|
| | | до испытания | после испытания | до испытания | после испытания |
| Молодые лошади, мало тренированные | 74,4 | 37,5 | 61,9 | 37,7 | 39,1 |
| Лошади старшего возраста, мало тренированные | 88,4 | 38,1 | 62,1 | 37,7 | 38,9 |
| Лошади старшего возраста, хорошо тренированные | 90,8 | 38,1 | 56,6 | 37,7 | 38,7 |

пола, ни подготовка к выявлению максимальной продуктивности не могут считаться полными, ее принимают в отдельных странах за предварительную оценку, и лишь после успешного окончания испытаний она объявляется окончательной. В Вестерцелле имеется специальное заведение для испытания племенных жеребцов, где в течение целого года содержатся и проходят соответствующую выучку молодые жеребцы ганноверской породы. Только после успешных испытаний они могут использоваться на племя. Там, где для признания пригодности на племя прохождение испытаний не требуется (например, для кобыл, так как они используются на ежедневной работе в хозяйстве), животных, выдержавших испытание, заносят в особую книгу продуктивности и отмечают это в их родословной.

В чистокровном коннозаводстве жеребцы используются на племя лишь после того, как они успешно выступят на ипподроме. При отборе племенных кобыл этого не требуется, так как условия тренировки и состязания могут оказать неблагоприятное влияние на плодовитость и материнские качества животного. Поэтому чистокровные кобылы также используются в племенных целях без свидетельства об участии их в ипподромных испытаниях.

Способы разведения

Подбор родительских пар в коневодстве осуществляется главным образом в пределах той же породы, то есть по принципу чистопородного разведения. Классическим примером этого принципа может служить разведение английской скаковой лошади с закрытой племенной книгой. При выборе производителя из числа занесенных в племенную книгу (General Stud-Book) решающее значение имеют его показатели. Дальние расстояния, которые приходится преодолевать, для того чтобы случить кобылу с определенным жеребцом, не являются препятствием. В разведении «холодных» пород также строго соблюдается принцип чистого разведения. Напротив, при разведении сельскохозяйственной легкой породной лошади от этого принципа несколько отступают и время от времени используют жеребцов английской скаковой или арабской пород. Доля «крови» этих пород в целях сохранения резвости, константности и выносливости определяется направлением селекции, климатическими, почвенными и кормовыми условиями данной зоны разведения.

В районах с ровным климатом и обильными осадками естественный отбор по выносливости слабее и его можно компенсировать более интенсивным использованием чистокровных жеребцов. В качестве примера можно привести разведение гунтера, основывающееся преимущественно на использовании чистокровных жеребцов на легких и тяжелых полукровных кобылах или на легкоупряжных кобылах, хотя в Англии имеется племенная книга и для гунтера. При разведении рабочих лошадей легкого и среднего типов время от времени используются жеребцы «теплокровных пород» для сохранения достаточной резвости и выносливости или, наоборот, «холоднокровные» производители для увеличения силы.

По Вильчинскому (1955), в СССР тяжелую упряжную лошадь скрещивают с орловским рысаком (по принципу переменного скрещивания) для получения рабочих лошадей для сельского хозяйства. Вообще в коневодстве систематическое промышленное или ротационное скрещивание применяется довольно редко. Исключение составляет межвидовое скрещивание между лошадию и ослом с целью получения мулов и лошаков, которые в качестве упряжных и вьючных животных превосходят лошадь благодаря своей неприхотливости, проходимости в горах и лучшей приспособленности к условиям жаркого сухого климата.

В отдельных случаях выбор производителя происходит по принципу сохранения и закрепления желательных качеств обоих партнеров в сочетании с исправлением и компенсацией слабых сторон одного из них за счет

соответствующих преимуществ другого. Для этого коневоду необходимо знание не только особенностей данных животных, но и особенностей телосложения, темперамента, нрава и продуктивности их предков. Насколько это знание и опыт помогают ему предугадать и получить удачную комбинацию желаемых задатков и использовать их, определить нельзя. Во всяком случае, подбор родительских пар по этому принципу ставится выше, чем сознательное и непрерывное близкородственное разведение.

Половая зрелость

Жеребцы и кобылы считаются половозрелыми уже в возрасте трех лет, причем здесь также наблюдаются существенные межпородные различия в скороспелости. Хорошо развитых кобыл «холоднокровных» пород можно покрывать и раньше, в то время как несколько более позднеспелые «теплогровные» породы начинают использоваться на племя лишь в возрасте четырех, а чистокровные — даже пяти лет. Способность к воспроизводству сохраняется у скороспелых типов до 12—15 лет, у позднеспелых — до 15—20 лет. Максимальная способность к воспроизводству отмечается в возрасте между 6 и 12 годами. Иногда жеребчикам несколько раньше обычного дают покрывать несколько кобыл, чтобы тем самым ускорить развитие половых признаков. Более молодым жеребцам подбирают по 24—40 кобыл, а взрослым — до 100 и более, если у них сохраняется хорошая оплодотворяемость семени. Однако установить половой режим производителю гораздо важнее, чем подобрать маток для случки. Молодые жеребцы должны иметь не более одной, а взрослые — не более 2—3 садок в день.

В умеренных широтах кобылы приходят в охоту в течение всего года, чаще весной и в начале лета. По Хэммонду [36], сезонность в размножении становится более заметной по направлению к полярным областям и зависит от изменения продолжительности дня и ночи. В Западной Европе случной сезон приходится на период от марта до июля; в Новой Зеландии и Австралии — на ноябрь — декабрь, а в экваториальных областях (например, в Индии) имеются два случных сезона — в апреле — мае и октябре — ноябре. Сезонность в размножении проявляется у примитивных лошадей сильнее, чем у культурных пород.

Охота продолжается в среднем 5—7 дней с колебаниями от 3 до 30 дней. В конце случного сезона наблюдается тенденция к укорочению периода охоты. Интервал между предыдущим и последующим периодом охоты составляет обычно 3 недели, если охота длится 5—7 дней. При затянувшейся охоте интервал увеличивается от 5 до 26 дней. Поэтому наступление последующей охоты Хэммонд [36] предлагает определять добавлением 16 дней к концу предыдущей. После родов кобыла приходит в охоту, как правило, на 9-й день, тогда же наблюдаются оптимальные условия для наступления беременности. Оплодотворение происходит скорее всего, если кобылу случить незадолго до наступления овуляции, как показано Хэммондом в таблице 2.

Таблица 2

| Число дней после окончания охоты | 13 | 11 | 10 | 9 | 7 | 6 | 5,4 | и 3 | 2 | 1 |
|----------------------------------|----|----|----|---|----|----|-----|-----|----|----|
| Число покрытых кобыл | 1 | 1 | 1 | 1 | 7 | 6 | 11 | | 9 | 5 |
| Оплодотворяемость, % | 0 | 0 | 0 | 0 | 29 | 50 | 64 | | 67 | 20 |

Время наступления овуляции



Рис. 166. Станок для проверки охоты у кобылы.

Эякулированное семя сохраняет свою жизнеспособность в половых путях самки лишь очень непродолжительное время, так как температура здесь выше, чем в семенниках. Яйцеклетка сохраняет жизнеспособность и способность к оплодотворению тоже недолго, поэтому слишком ранняя случка или случка в конце охоты не всегда закончится оплодотворением. Кобыла подпускает к себе жеребца только во время охоты. Поэтому перед случкой кобылу «пробуют», для чего нередко используют специального жеребца-пробника. Кобылу подводят к жеребцу таким образом, чтобы он мог постепенно обнюхать ее всю — от головы до половых органов. Кобыла в охоте спокойно подпускает жеребца, не в охоте — отбивает. Чтобы она в это время не нанесла ему увечий, станок для «пробы» надо разделить перегородкой. У молодых кобыл реакция на жеребца не всегда бывает сразу определенной, поэтому их необходимо «пробовать» с особой тщательностью и спокойствием; этим самым усиливается половое возбуждение и облегчается последующая случка. Перед случкой на задние ноги кобылы надевают случную шлейку, а верхнюю часть хвоста бинтуют. Если канал шейки матки открыт достаточно широко, то семя впрыскивается частично непосредственно в матку. Чтобы кобыла не тужилась (сокращение влагалищной мускулатуры), надо сразу же после случки снять с нее случную шлейку и дать ей возможность двигаться. Повторное покрытие повышает вероятность оплодотворения, однако это не должно приводить к изнурению жеребцов. Через 3 недели кобылу еще раз пробуют, даже если у нее нет признаков охоты. Пробу повторяют еще раз через 3 недели. В зоне разведения фрейбергских лошадей кобыл регулярно 2 раза в неделю проверяют начиная с 16-го дня до 12-й недели после покрытия. При вольной случке оплодотворяемость может составить 50—60%, на конных заводах она выше—60—70%. На 100 покрытых кобыл приходится в среднем 50 живорожденных жеребят; следовательно, несмотря на продолжительное племенное использование лошадей и медленную смену поколений, чтобы возместить этот отход надо рассчитывать на коэффициент ремонта для мужских особей в 2—4% и для женских— 35—45%.

Вместо естественной случки можно применять искусственное осеменение. Объем эякулята жеребца составляет, по Хэммонду, 50—100 мл, а концентрация сперматозоидов — 200 млн. в 1 мл. В результате центрифугирования эякулята семя отделяется от секрета добавочных половых желез и, таким образом, переживаемость сперматозоидов в охлажденном семени без доступа кислорода можно продлить до 24 часов. При осеменении для активации семени к нему необходимо добавить изотонический раствор соли. В пределах восьмикратного разбавления процент оплодотворения не снижается, особенно в тех случаях, если одновременно с осеменением делают внутривенную инъекцию 1000 инт. ед. гормона желтого тела для стимуляции овуляции.

Благоприятным временем для случки считается период с февраля по апрель с тем, чтобы выжеребка приходилась на сезон, когда в хозяйстве мало работы. Зимние жеребята могут полностью использовать весенние пастбища, и, кроме того, они лучше переносят летнюю жару. Отъем жеребят от

кобыл легче происходит также в летнее время. По Робертсону и Миллеру [61], возраст для допуска чистокровных лошадей на скачки исчисляется с 1 января. Поэтому жеребята, родившиеся раньше, имеют определенные преимущества перед родившимися позднее.

Жеребость и выращивание жеребят

Продолжительность жеребости составляет в среднем 48 недель. Вусов и Гартвиг (1953) нашли у кобыл «холоднокровных» пород колебания в продолжительности жеребости от 306 до 366 дней. Жеребчики рождаются в среднем через 337,3 дня, кобылки — через 335,9 дня. В зависимости от сезона авторы обнаружили самую продолжительную жеребость (338—339 дней) в марте — апреле, а самую короткую (332 дня) — в августе. Причиной этому может быть как разница в кормлении, так и в более сильном влиянии света (через гипофиз) на функцию яичников во время летней жеребости. При двойневой жеребости роды наступают раньше, у лошадей она встречается крайне редко.

При осмотре новорожденного жеребенка надо установить, нет ли у него физических дефектов, так как на работе могут использоваться только особи с нормальным телосложением. При этом нужно отличать дефекты, которые с возрастом животного усиливаются, например слабые бабки («костыльные» бабки). Некоторая непропорциональность в телосложении — укороченное туловище и длинные конечности — вполне естественна для новорожденного жеребенка и с возрастом проходит.

Выращивание жеребят начинается с ухода за жеребой кобылой. В первую половину жеребости плод растет медленно, во вторую половину рост его прогрессивно усиливается. Чтобы усилить сопротивляемость болезням и поддержать процесс формирования скелета у плода, в рацион матери надо ввести разнообразные и легкоусвояемые корма, а в зимнее время обращать внимание на содержание в них минеральных веществ, микроэлементов и витаминов. Жеребую кобылу надо освободить от работы незадолго до выжеребки. При работе следует избегать рыси по неровной или скользкой дороге, резкого осаживания лошади, ударов и т. п. Дегельминтизация кобылы за несколько недель до выжеребки устраняет возможность заражения жеребенка яйцами глист из кала кобылы. Незадолго до выжеребки и спустя несколько дней после нее кобыле надо давать корма, обладающие диетическими свойствами, чтобы избежать атонии кишечника, вызываемой родами. После этого рацион нужно вновь увеличить в соответствии с развитием жеребенка, который со 2—3-й недели жизни постепенно приучается к дополнительной подкормке. Суточная молочная продуктивность подсосной кобылы колеблется от 6 до 20 л, а общее количество молока, которое получает жеребенок за подсосный период составляет 1000—1700 л. Чашкин и МIRONENKO (1955) в опытах по доению киргизских и ново-киргизских кобыл, а также орлово-киргизских помесей нашли среднесуточную молочную продуктивность этих маток равной 14,8 л, а продуктивность за 150 дней лактации составила у киргизских маток 1900, у ново-киргизских — 2500 и у орловских помесей — 2100 л. Добрынин (1952) сообщает, что средний удой кобыл в хозяйствах, занимающихся производством кумыса, составляет свыше 3000 л за лактационный период в 8 месяцев, удой рысистых кобыл — 2000—3000 л. Молоко содержит много сахара, но бедно жиром и белком.

Насколько допускает время года и погода, подсосным кобылам с жеребятами надо выделять лучшее пастбище. Подсосный период длится 4½—5 месяцев. Вначале жеребенка надо подпускать к матери как можно чаще, затем промежутки между кормлениями можно увеличить и использовать кобыл на работе полностью. Дополнительная подкормка жеребенка другими кормами позволяет отнять его от кобылы без особого труда и нарушений в развитии.

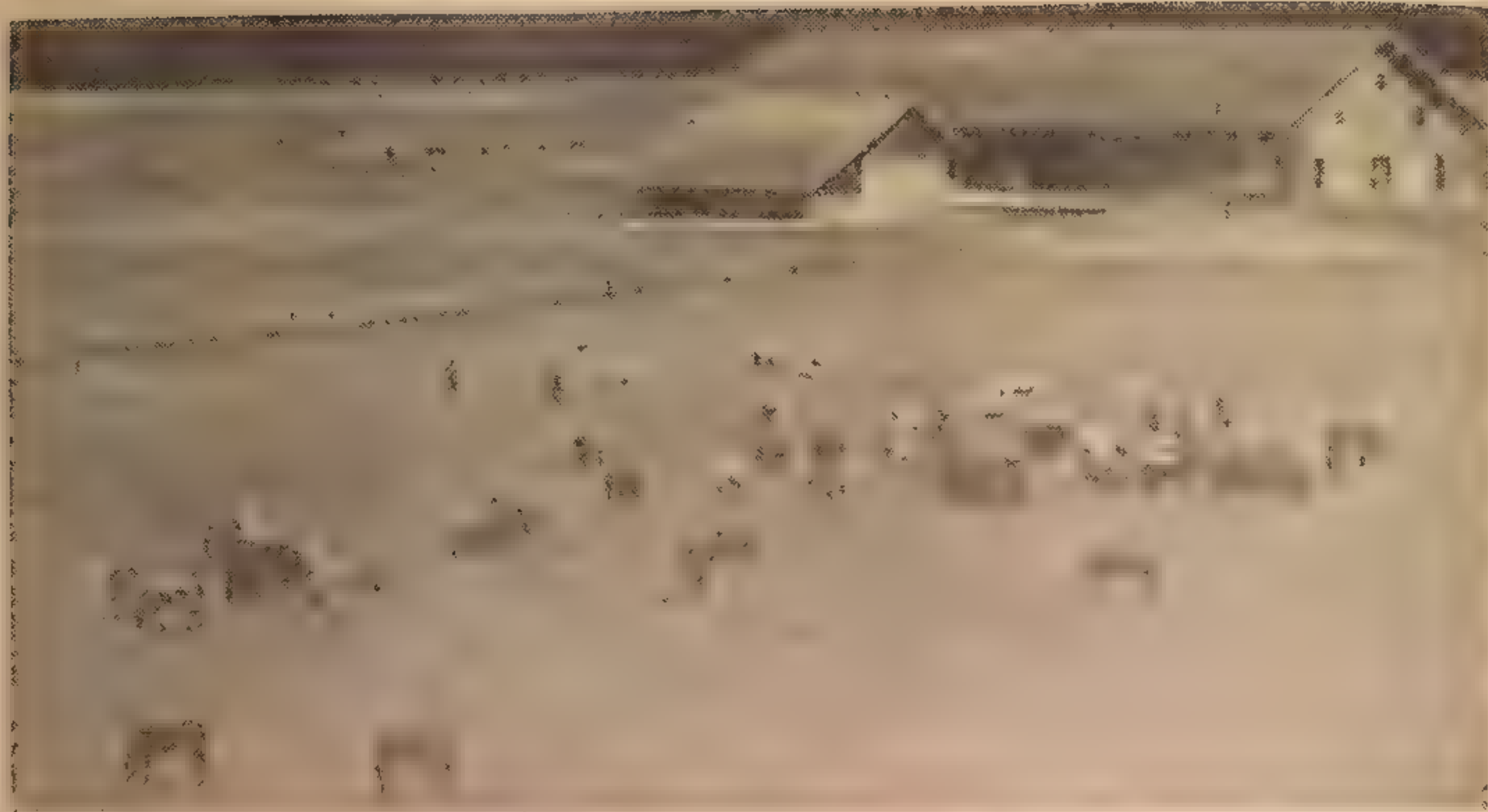


Рис. 167. Пастьба жеребят вместе с крупным рогатым скотом. Применяется с целью сохранения разнообразного состава травостоя и предотвращения одностороннего истощения пастбища.

Кормление, содержание и тренировка в период выращивания в значительной степени определяют тип телосложения и работоспособность. Интенсивность кормления и состав корма должны способствовать формированию данного типа животных.

Развитие молодняка «холоднокровных» и «теплокровных» пород лошадей показано Флейдом (1957) в следующей таблице 3.

Таблица 3

| Промеры | Мекленбургская «холоднокровная» лошадь | | | Восточно-прусская «теплокровная» лошадь | | |
|--------------------------|--|-------------------|--|---|-------------------|--|
| | при рождении, см | взрослое животное | относительное развитие при рождении, % | при рождении, см | взрослое животное | относительное развитие при рождении, % |
| Высота в холке | 97,4 | 160,0 | 60,9 | 97,0 | 159,9 | 60,7 |
| Высота в крестце | 97,5 | 159,0 | 61,3 | 100,0 | 159,0 | 62,9 |
| Длина крупа | 69,1 | 166,0 | 41,6 | 68,0 | 160,6 | 42,3 |
| Обхват груди | 81,7 | 200,0 | 40,8 | 79,0 | 188,9 | 41,8 |
| Глубина » | 31,5 | 79,0 | 39,9 | 30,0 | 74,3 | 40,4 |
| Ширина » | 22,1 | 48,0 | 46,0 | 20,0 | 43,3 | 46,2 |
| Ширина зала | 22,2 | 63,0 | 35,2 | 21,0 | 55,3 | 38,0 |
| Обхват пясти | 13,6 | 25,0 | 54,4 | 12,2 | 16,8 | 61,6 |
| Живой вес, кг | 55,8 | 701,0 | 8,0 | 49,0 | 540,0 | 9,1 |

Если принять живой вес лошади к концу пятого года жизни за 100%, то относительный живой вес развивающегося молодняка составит (%):

| | К концу | | | |
|--|------------|---------|----------|------------|
| | первого | второго | третьего | четвертого |
| | года жизни | | | |
| У «холоднокровных» пород (мекленбургская) | 57 | 76 | 91 | 95 |
| У «теплокровных» пород (восточно-прусская) | 54 | 76 | 87 | 94 |

По живому весу в возрасте 5 лет можно увидеть, что молодняк «холодно-кровных» пород растет интенсивнее. Для развития туловища в глубину ему необходимо, кроме овса, больше объемистых кормов.

Для успешного выращивания жеребят необходима пастьба на сухой и богатой почве. После отъема жеребчатков надо выращивать отдельно от кобылок в табунах, где они лучше развиваются и побуждают друг друга к большей подвижности.

Для сохранения сомкнутого и разнообразного травостоя и предотвращения истощения пастбища в настоящее время применяется пастьба жеребят вместе с телятами (3—4 теленка на 1 жеребенка) (рис. 167). В зависимости от возраста и времени года в дополнение к выпасу следует давать концентрированные корма, свеклу и высокопитательное сено. Кроме профилактики инвазионных заболеваний (экто- и эндопаразиты), особое внимание уделяется уходу за копытами. Оценка лошади начинается с копыт. Поэтому с самого рождения регулярно через каждые 4—6 недель надо обрабатывать копыта рашпилем. Этим способом можно в какой-то мере исправить некоторые дефекты движения лошади.

Выращивание заканчивается приучением к упряжке или тренировкой под седлом. Лошадей «холоднокровных» пород впервые запрягают в возрасте 2—2½ лет, а в 3 года они уже используются на работе. Чистокровные верховые с 2-х лет участвуют в скачках на короткие дистанции. «Теплокровные» лошади могут полностью использоваться на работе только в возрасте 4—5 лет.

Меры по дальнейшему улучшению коневодства

Поголовье племенных лошадей в отдельных хозяйствах, за исключением конных заводов, обычно невелико и не является достаточной базой для селекции. В связи с этим, а также с военным значением лошади коневодству многих стран оказывается большая помощь со стороны государства либо в форме проведения различных охраняемых мер, либо через ветеринарное обслуживание, или в форме контроля за содержанием племенных жеребцов. Непосредственное влияние на племенную работу оказывает государственное одобрение отобранных на племя животных и организация конных заводов, чем гарантируются минимально требуемые качества используемых жеребцов. Помощь со стороны государства выражается также в проведении испытаний рабочих и продуктивных качеств лошадей и создании специальных хозяйств по выращиванию молодняка на общественные средства. Частные коневодческие объединения занимаются ведением племенных книг, установлением происхождения, организацией сбыта племенной продукции и выставок.

II. Разведение крупного рогатого скота

Среди представителей рода *Bos* находят применение в сельском хозяйстве буйвол (*Bubalus*), як (*Poephagus*), зебу (*Bos zebu*) и домашний бык в узком смысле слова (*Bos taurus*). Два последних вида наиболее близки между собой и дают при скрещивании плодущее потомство. При скрещивании с яком мужские потомки бесплодны, а буйвол не дает потомства ни с одной из этих форм. Его используют преимущественно в качестве тягового животного в условиях влажного и теплого климата, где он по своей неприхотливости и невосприимчивости превосходит других рабочих животных. Молоко ячих обладает высокой жирностью (7—9%). В высокогорных районах Азии яка используют для получения молока, а также как верховое вьючное животное. Длинная шерсть яка идет на промышленную переработку. Он также неприхотлив к условиям содержания и хорошо переносит морозы. Зебу распространены в районах Южной Азии и Африки, а на юге США его скрещивают

в разных комбинациях с местным крупным рогатым скотом, чтобы закрепить у последнего некоторые присущие зебу качества, а именно устойчивость к высоким температурам и определенным заболеваниям. Зебу используется под вьюком, под седлом и в упряжке, а также как производитель молока и мяса.

Крупный рогатый скот распространен по всему земному шару, за исключением арктических областей. Его разводят и как рабочий скот и в первую очередь для получения молока и мяса. Большое многообразие пород крупного рогатого скота позволяет либо специализировать их в одном направлении, либо сочетать два и даже более направлений продуктивности.

Цели разведения

Первоначально крупный рогатый скот использовали в хозяйстве только на работе. В тех районах, где он еще используется на работе, в последнее время отдается предпочтение комбинированному направлению (мясное — рабочее и т. д.). Те породы, которые используются преимущественно для работы, должны иметь крепкое телосложение с сильно развитым передом, хорошей мускулатурой, длинные прочные конечности с короткими бабками и твердыми копытами и плотную кожу со слабо развитой подкожной клетчаткой. Рабочий скот, как правило, позднеспел и неприхотлив.

Исторически разведение специфических мясных пород имело целью получение возможно большего количества мяса в расчете на одну кормовую единицу. В зависимости от условий кормления и содержания различают интенсивный ранний откорм (baby beef) и более экстенсивный откорм на пастбище (пагул). Для раннего откорма пригодны особо скороспелые породы, для пагула — животные с большими возможностями роста, причем в зависимости от климата, почвенных условий и условий роста трав от животных требуется также высокая приспособляемость и хорошее использование пастбища. Специфические мясные породы не обладают поэтому каким-либо узкоспециализированным единым типом, в чем можно убедиться на примере различий между шотландским абердин-ангусским скотом, французским шароле и американскими зебу-шортгорнскими и зебу-герфордскими помесями. Общее для всех этих типов — равномерное развитие передка, середины туловища и зада, отложение подкожного и внутреннего жира, мягкая, легко оттягивающаяся кожа с сильно развитой подкожной клетчаткой и укороченность нижних частей конечностей, что в совокупности создает благоприятное соотношение между живым и убойным весом животного.

Целью третьего, одностороннего молочного направления скотоводства является получение возможно большего количества молока или молочного жира в расчете на кормовую единицу. Это достигается относительно меньшей долей поддерживающего корма в общем расходе корма. В зависимости от того, используется ли молоко для непосредственного потребления или для производства сыра или масла, основной центр тяжести в разведении переносится либо на повышение надоев, либо на повышение содержания жира в молоке. Так как способность превращать энергию корма в энергию молока не зависит от размеров и веса животного, то отдельные молочные породы значительно варьируют по своим размерам — от низкорослого джерсейского скота до крупного американо-канадского голштинского. Поэтому вопрос о наиболее целесообразных размерах скота надо решать, руководствуясь такими соображениями, как размеры хозяйства и его направление, доля объемистых кормов, наличие рабочей силы и т. д. Для молочных пород характерны слабое развитие мускулатуры по отношению к размерам туловища, удлиненная и открытая средняя часть, тонкая кожа, объемистое и богатое железистой тканью вымя, живой темперамент.

Природные и хозяйственные условия способствуют разведению животных разных направлений продуктивности. Можно сочетать при этом оба или

все три направления, потому что они в этом случае взаимно не исключают друг друга. Достигнуть максимальных показателей сразу по нескольким направлениям невозможно, так как они с определенного момента начинают вести себя физиологически антагонистически по отношению друг к другу. Однако можно получить хорошее сочетание средних показателей продуктивности по отдельным возрастным группам и т. д. Чаще всего сочетают мясную продуктивность с рабочей и молочную с мясной. Сочетание мясного и рабочего типа по сравнению с чисто рабочим дает более скороспелых животных с более равномерным развитием мускулатуры всего туловища и более равномерным распределением подкожного и внутреннего жира. От специфических мясных пород они отличаются более сильными и удлиненными конечностями. Типичным примером таких сочетаний служат итальянские породы крупного рогатого скота романьола, чпанина и марчинана.

Наиболее широко распространено молочно-мясное скотоводство, причем в зависимости от природных и экономических условий производства одно из этих направлений получает большее предпочтение. В связи с тем, что мужские особи (за исключением тех, которые оставляются на племя) могут быть использованы для получения от них мясной продукции, в некоторых районах, где из-за климатических и почвенных условий недостаток кормов ограничивает развитие молочного хозяйства, отдается предпочтение более крепким и менее прихотливым животным. Они используются и как молочные и как мясные животные и отличаются более крепким, чем у молочного скота, телосложением и развитием мускулатуры. К представителям такого комбинированного направления продуктивности относятся, например, некоторые разновидности черно-пестрого скота, красно-пестрый, нормандский и молочный шортгорнский скот.

Сочетание всех трех направлений продуктивности, осуществленное в высокогорном альпийском скотоводстве, исходило из повышенных требований, предъявляемых к двигательному аппарату животных при пастбище в горах. Благодаря более крепким конечностям их можно одновременно использовать и на работе. Путем акцентирования одного из этих трех направлений продуктивности при отборе осуществляется разделение животных по соответствующим породным типам.

Половая зрелость и использование на племя

Половая зрелость наступает у бычков и телочек в 7—9-месячном возрасте. У скороспелых животных первые признаки полового влечения появляются раньше этого срока, в особенности при интенсивном кормлении в период роста. Однако в этом возрасте животных еще нельзя использовать на племя, потому что их физическое развитие отстает. Бычков первый раз пускают в случку в возрасте 1—1½, а телочек — 1½—2½ лет, в зависимости от обусловленной породой скороспелости и от производственно-экономических особенностей. Бычки могут использоваться в хозяйстве до 12—15 лет, коровы — до 15—18 лет. В исключительных случаях сроки использования, особенно у коров, могут быть значительно продлены, однако на практике они, как правило, ниже средних возрастных границ. Н е л е р (1956) в сводке, составленной по данным разных авторов, определяет предельный возраст использования коров в среднем в 6—8½ лет. Для бычков бурой породы, которых забивали либо из-за возраста, либо из-за бесплодия, срок использования, по Э н г е л е р у (1939), заканчивался в среднем в 4,2 года. У бычков этот срок всегда меньше, чем у коров, но в районах со значительным использованием искусственного осеменения в среднем может быть и больше.

Охота наступает у коров в любое время года и повторяется в норме через 3 недели. Однако по экономическим или производственно-техническим причинам отелы распределяются в течение года неравномерно: наибольший процент их приходится обычно на позднюю осень и раннюю весну. Средняя

продолжительность стельности колеблется в зависимости от скороспелости породы, между 278 и 291 днями, а средний интервал между отелами — 12—14 месяцев, со значительными индивидуальными отклонениями как в сторону уменьшения, так и в сторону увеличения. Продолжительность беременности у домашнего буйвола составляет, по Каллеффу (1942), в среднем 315 дней, с колебаниями 300—330 дней.

В скотоводстве обычно применяется ручная случка, что позволяет не только учитывать дату покрытия и происхождение по отцу, но и регулировать половую нагрузку быка. Нормально при ручной случке на одного 1—1½-летнего быка приходится 40—60 коров, на 1½—2-летнего — 60—90 и на быка более старшего возраста — 90—120. При коротком случном сезоне эти цифры должны быть соответственно уменьшены.

При вольной случке должно использоваться относительно большее число быков, так как при этом нельзя избежать многократных покрытий и кратковременного полового истощения животных. В молочном скотоводстве вместо естественной случки применяется искусственное осеменение. Путем разбавления семени и его консервации число потомков одного быка может быть увеличено во много раз. С точки зрения техники разведения этим обеспечивается более ранняя проверка быков по потомству, лучшее использование проверенных быков и проведение таких систем подбора, которые при естественной случке и непродолжительном сроке хозяйственного использования животных затруднены.

П л е м е н н о й р е м о н т и и н т е н с и в н о с т ь о т б о р а

При определении необходимого для ремонта стада количества животных исходят из срока хозяйственного использования, возраста первого отела, возраста, когда заканчивается использование коровы в хозяйстве, и среднего числа телят на корову в течение всей ее жизни. В зависимости от возраста первого отела и возраста последнего года племенного использования потребность в замене выбракованных животных молодыми выразится в следующих показателях (%):

| Возраст первого отела, годы | Возраст к концу племенного использования | | |
|--------------------------------|--|-------|-------|
| | 6 лет | 7 лет | 8 лет |
| 2,0 | 25,0 | 20,0 | 16,7 |
| 2,5 | 28,6 | 22,2 | 18,2 |
| 3,0 | 33,3 | 25,0 | 20,0 |
| 3,5 | 40,0 | 28,6 | 22,2 |

Тогда необходимый процент ремонта стада (R) составит: $R = \frac{E}{F} \%$,

где E — оборот стада, выраженный в процентах замены, а

F — среднее число телок на одну корову в год.

Если возраст первого отела составляет 3 года, возраст последнего года племенного использования — 7 лет, а среднее число телок на одну корову в год — 0,4, то для сохранения стада нужно вырастить и использовать на племя около 62% всех телок. При продлении срока хозяйственного использования этот процент можно снизить и тем самым повысить интенсивность отбора, однако это приведет к замедлению смены поколений, и селекционный эффект за год снизится. Поэтому более эффективным в животноводстве считается снижение возраста первого отела и повышение оплодотворяемости путем зоогигиенических мероприятий и кормления.

О т б о р ж и в о т н ы х н а п л е м я

Отбор пригодных на племя животных — это непрерывный процесс, который начинается вскоре после рождения и регулируется двумя факторами. Первый — это заключение животновода о пригодности и сроках племенного

использования данного животного, второй — естественный отход животных вследствие болезней, несчастных случаев и бесплодия. Оба эти фактора (естественный отход и выбраковка) обуславливают определенный возраст-

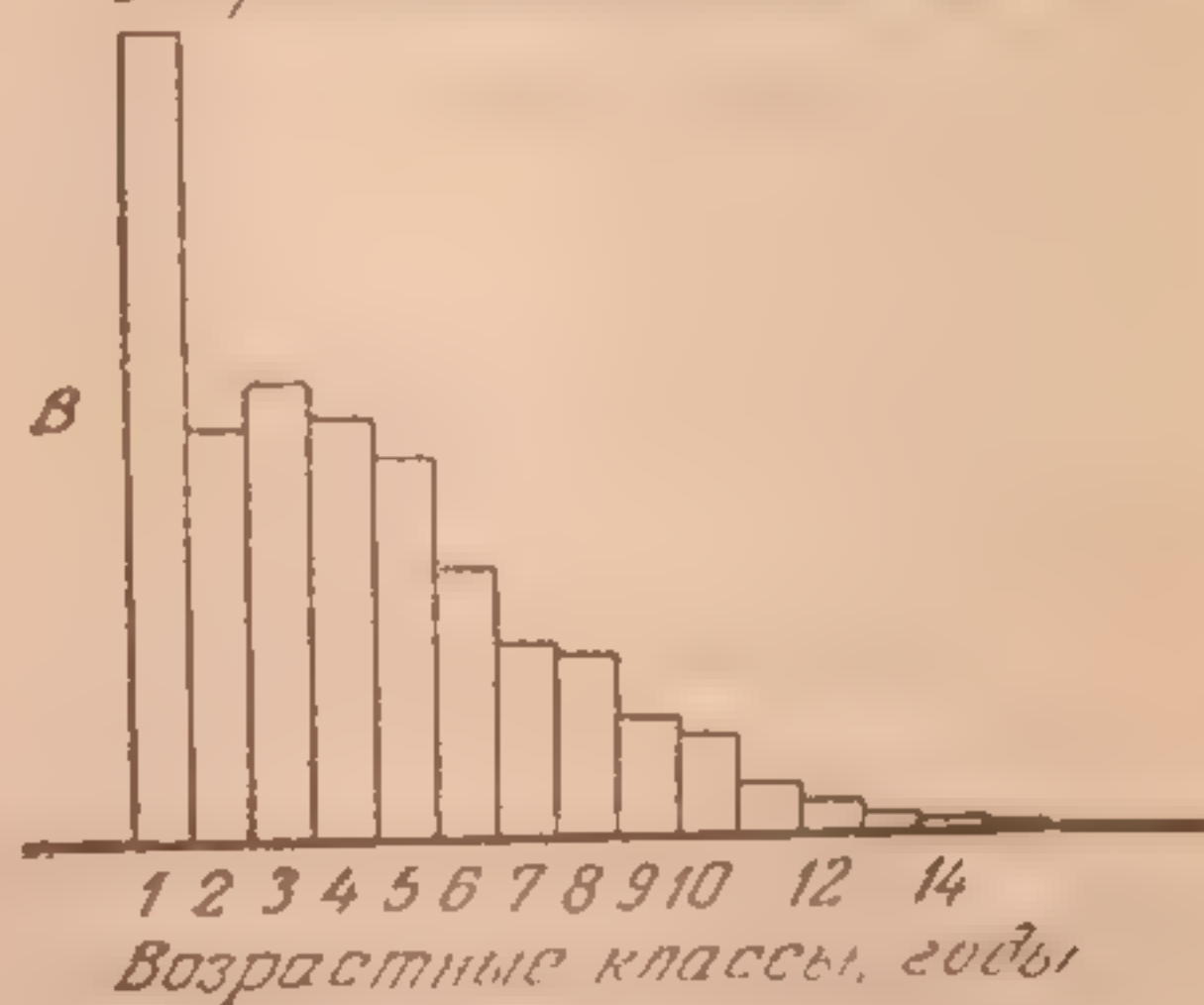
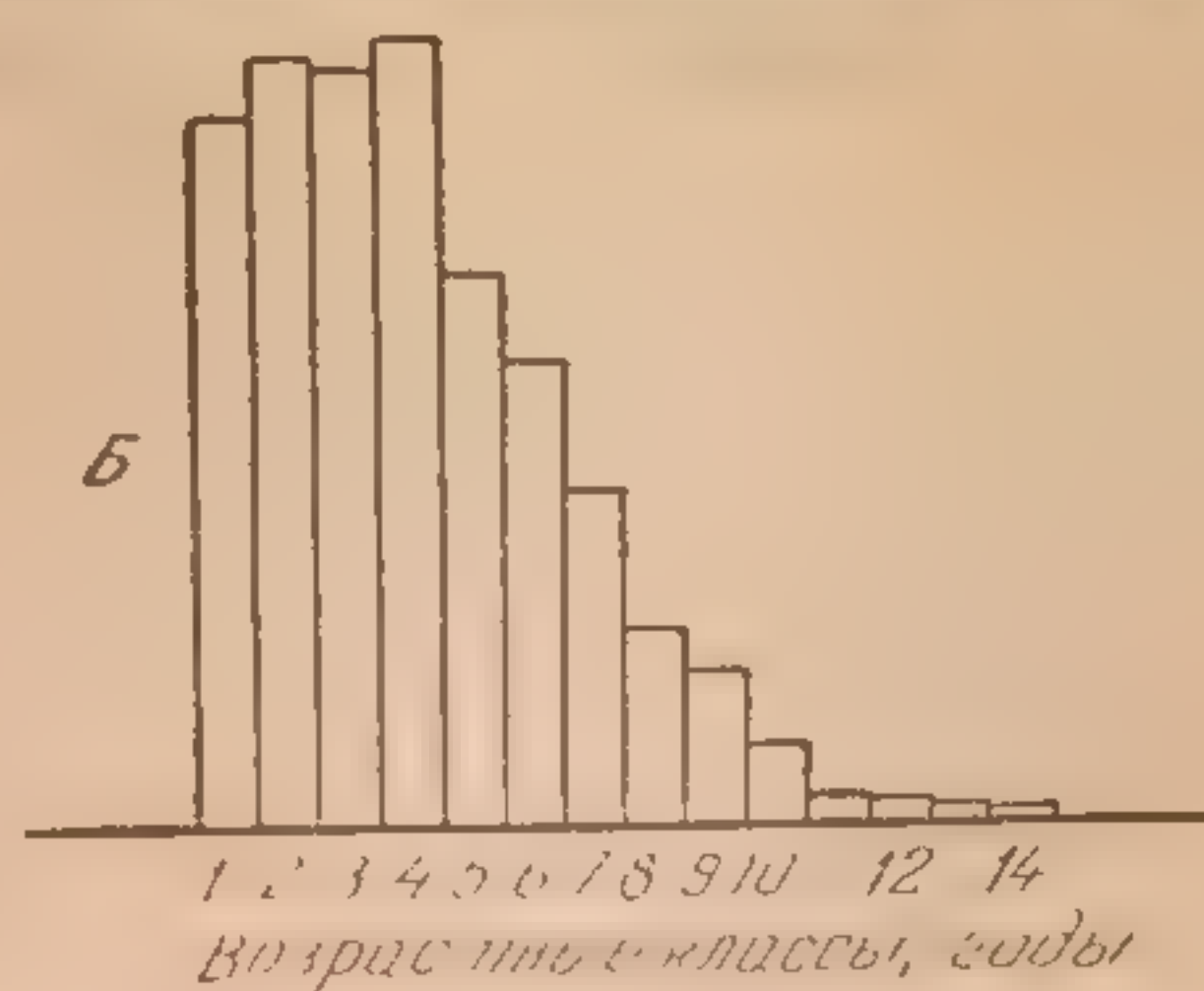
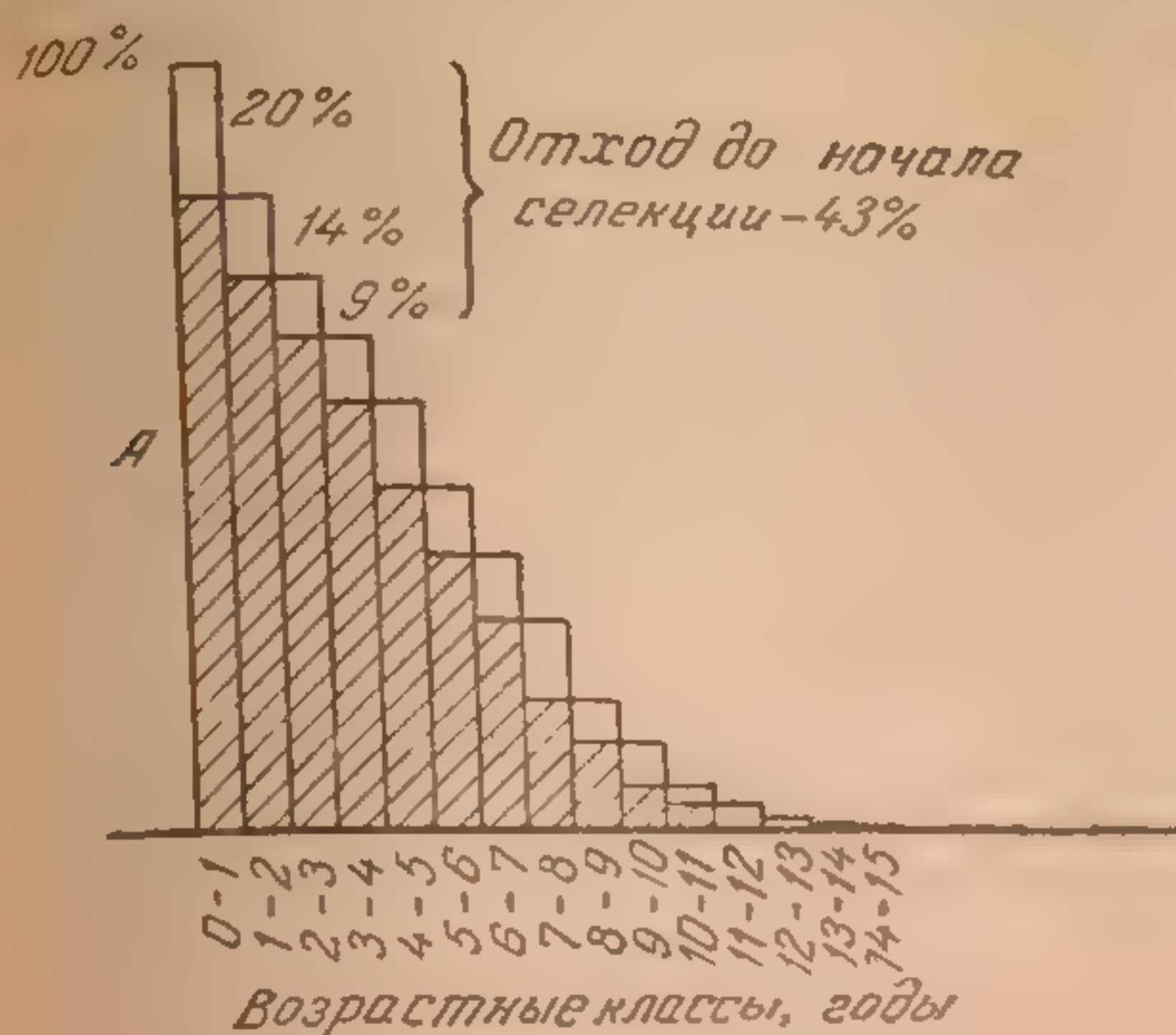


Рис. 168. Возрастной состав (выживаемость) одной племенной (А) и двух других популяций с недостаточным (Б) и излишним (В) плеейфом (по Лерчеру, 1942).

ной состав каждой данной популяции животных (рис. 168). Путем целенаправленного изменения условий внешней среды и уменьшением естественного отхода можно усилить влияние селекционера на улучшение качества стада.

Показатели отбора

Внешний вид животного и проявленная им продуктивность определяют степень реализации его генотипа в данной среде. Однако ценность его как племенного животного определяется тем, в какой мере его индивидуальные показатели будут унаследованы потомством. Для этой цели используются следующие средства: 1) оценка по предкам, братьям и сестрам; 2) оценка по экстерьеру и проявленной продуктивности; 3) оценка по качеству и продуктивности потомства. По характеру учитываемых признаков и их наследуемости в узком и широком смысле слова можно с различной степенью надежности определить племенную ценность животного. В зависимости от направления использования удельный вес этих приемов оценки меняется.

Оценка происхождения

Экономические соображения, наличие и состояние помещений для скота и кормовой базы требуют в большинстве случаев возможно более ранней выбраковки непригодных на племя животных. В раннем возрасте определить племенную ценность животных можно только по качеству и продуктивности родителей и более дальних предков, а также братьев и сестер. Внешним осмотром теленка можно лишь установить, нет ли у него физических дефектов или других заметных пороков. Согласно вычисленным Лерчером (1958) коэффициентам (табл. 6), надежность показателей продуктивности предков для определения племенной ценности животного относительно невелика по сравнению с показателями продуктивности, проявленной им самим.

Таблица 6

| Показатели | Влияние окружающей среды | | | | | |
|--|--------------------------|------|---------|------|---------|------|
| | слабое | | среднее | | сильное | |
| | абс. | отн. | абс. | отн. | абс. | отн. |
| Самой особи * | 0,80 | 1,00 | 0,50 | 1,00 | 0,20 | 1,00 |
| М или О | 0,20 | 0,25 | 0,12 | 0,25 | 0,05 | 0,25 |
| М + О | 0,40 | 0,50 | 0,25 | 0,50 | 0,10 | 0,50 |
| М + МО или О + ОМ или М + ОО или О + ММ | 0,25 | 0,31 | 0,16 | 0,31 | 0,06 | 0,31 |
| М + ММ или О + ОО или М + ОМ или О + МО | 0,20 | 0,25 | 0,13 | 0,27 | 0,06 | 0,29 |
| М + ММ + МО | 0,25 | 0,32 | 0,16 | 0,33 | 0,07 | 0,35 |
| М + О + ММ + ОМ + МО + + ОО | 0,41 | 0,52 | 0,29 | 0,57 | 0,13 | 0,66 |
| ММ + ОМ + МО + ОО | 0,20 | 0,25 | 0,12 | 0,25 | 0,05 | 0,25 |
| Дед и бабушка | 0,10 | 0,12 | 0,06 | 0,12 | 0,02 | 0,12 |
| Дед или бабушка | 0,05 | 0,06 | 0,03 | 0,06 | 0,01 | 0,06 |

М—мать; О—отец; ММ—мать матери; ОМ—отец матери; МО—мать отца; ОО—отец отца.

* Показатели самой особи служат основой для сравнения.

Как показывают коэффициенты, учет продуктивности предков, находящихся дальше третьего ряда родословной, едва ли намного улучшит оценку племенных качеств. Ценность этого метода заключается прежде всего в том, что он позволяет определить роль родственных связей. Для определения племенной ценности животного в отношении признаков, характеризующихся высокой наследуемостью, то есть слабо подверженных влиянию факторов окружающей среды, можно получить более надежные абсолютные показатели из данных продуктивности предков. В отношении же факторов, подверженных в сильной степени влиянию окружающей среды, этот метод менее надежен. Однако относительная надежность этого метода по сравнению с оценкой по показателям собственной продуктивности оцениваемого животного будет не выше, а для некоторых комбинаций предков даже ниже. Для тех признаков, которые можно оценить в раннем возрасте животного, например тип телосложения (как основу работоспособности) или интенсивность роста и развитие мускулатуры (как основу мясной продуктивности), оценка по происхождению имеет меньшее значение. В молочном скотоводстве первые данные о продуктивности могут быть получены у коров в возрасте 3—4 лет, а у быка на 2—3 года позднее, пока он не будет оценен по показателям дочерей. Здесь, нужно как можно раньше решить вопрос о будущем племенном использовании животного, так как телята специфических молочных пород менее пригодны для выращивания на мясо. Основой для оценки могут служить здесь только показатели предков, где наряду с проявленной ими продуктивностью надо учитывать и их физическое развитие (вымя, конечности), характер протекания половых функций, состояние здоровья и продолжительность жизни. В качестве примера полностью доказанной продуктивности по учетной продуктивности предков приводим данные из племенного свидетельства быка Метеора НВ № 98224.

При наличии данных о продуктивности матери, матери матери и матери отца, а также проверенных по потомству предков по мужской линии (отец и дед), о племенной ценности быка можно судить примерно с такой же надежностью, как по результатам испытания продуктивности восьми дочерей этого быка с законченной первой лактацией ($h^2 = 0,3$).

Если не имеется данных об испытаниях потомства отца, то показатели продуктивности матери и бабушек скажут нам о племенной ценности дан-

Метеор НВ № 98224, рожд. 26.4.1950

О Мейстер НВ № 43236, рожд. 3.4.1938

Ср. по 83 дочерям 1-я лакт. 308 дн. 3855 158 4,11
Ср. по 65 " 2-я " 299 " 3872 153 3,95
Ср. по 44 " 3-я " 305 " 4205 167 3,96

$$(O - \bar{O}_n) = 610 \text{ кг}$$

ОО Меммон НВ № 30139, рожд. 19.6.1930

Ср. по 35 дочерям 1-я лакт. 332 дн. 4281 169 3,94
Ср. по 25 " 2-я " 312 дн. 4283 168 3,93
Ср. по 36 " 3-я " 304 дн. 4053 162 3,93

$$(OO - \bar{OO}_n) = 801 \text{ кг}$$

МО Мета НВ № 97371, рожд. 17.3.1927

| | | | | | | | | |
|-----------|----|---|----|-----|-----|------|-----|------|
| 1-я лакт. | 11 | — | 26 | 345 | дн. | 3968 | 183 | 4,62 |
| 2-я | 1 | — | 28 | 311 | " | 3686 | 154 | 4,19 |
| 3-я | 1 | — | 29 | 291 | " | 4068 | 167 | 4,11 |
| 4-я | 12 | — | 29 | 299 | " | 3841 | 159 | 4,13 |
| 5-я | 12 | — | 30 | 301 | " | 4640 | 188 | 4,05 |
| 6-я | 12 | — | 31 | 318 | " | 5021 | 224 | 4,27 |
| 7-я | 2 | — | 33 | 296 | " | 4849 | 215 | 4,43 |
| 8-я | 2 | — | 34 | 313 | " | 5312 | 233 | 4,38 |
| 9-я | 2 | — | 35 | 294 | " | 4654 | 205 | 4,41 |
| 10-я | 2 | — | 36 | 280 | " | 4172 | 176 | 4,21 |
| 11-я | 1 | — | 37 | 308 | " | 4531 | 195 | 4,30 |

$$(MO - \bar{MO}_n) = 452 \text{ кг}$$

М Фанфара НВ № 95673, рожд. 18.2.1945

| | | | | | | | | |
|-----------|----|---|----|-----|-----|------|-----|------|
| 1-я лакт. | 12 | — | 47 | 353 | дн. | 4681 | 192 | 4,11 |
| 2-я | 4 | — | 49 | 325 | " | 4585 | 193 | 4,22 |
| 3-я | 4 | — | 50 | 337 | " | 5721 | 247 | 4,31 |
| 4-я | 8 | — | 51 | 339 | " | 5001 | 184 | 3,67 |
| 5-я | 7 | — | 52 | 320 | " | 4161 | 151 | 3,62 |

$$(M - \bar{M}_n) = 1343 \text{ кг}$$

ОМ Фельдгерр НВ № 48133, рожд. 14.6.1940

Ср. по 29 дочерям 1-я лакт. 300 дн. 3489 141 4,04
Ср. по 21 " 2-я " 284 " 3501 135 3,98
Ср. по 20 " 3-я " 287 " 4279 170 4,01

$$(OM - \bar{OM}_n) = 696 \text{ кг}$$

ММ Флагге НВ № 30778, рожд. 18.3.1940

| | | | | | | | | |
|-----------|---|---|----|-----|-----|------|-----|------|
| 1-я лакт. | 2 | — | 43 | 278 | дн. | 3854 | 147 | 3,78 |
| 2-я | 2 | — | 44 | 248 | " | 3868 | 141 | 3,64 |
| 3-я | 2 | — | 45 | 282 | " | 4336 | 151 | 3,79 |
| 4-я | 2 | — | 46 | 276 | " | 3941 | 140 | 3,70 |
| 5-я | 2 | — | 47 | 291 | " | 4471 | 160 | 3,90 |
| 6-я | 2 | — | 48 | 273 | " | 4166 | 167 | 4,02 |

$$(MM - \bar{MM}_n) = 671 \text{ кг}$$

\bar{O}_p , \bar{M}_p , \bar{OO}_p , \bar{MO}_p , \bar{OM}_p и \bar{MM}_p — сравниваемые средние показатели продуктивности по породе за соответствующий год и соответствующую лактацию. Тогда индекс племенной ценности (I) Метеора составит:

$$I_{\text{Метеор}} = \bar{P} + k_m (M - \bar{M}_p) + k_{mm} (MM - \bar{MM}_p) + k_{mo} (MO - \bar{MO}_p) + k_o (O - \bar{O}_p) + k_{om} (OM - \bar{OM}_p) + k_{oo} (OO - \bar{OO}_p) = \bar{P} + 0,244 (1343) + 0,095 (671) + 0,088 (452) + 0,403 (610) + 0,038 (696) + 0,035 (801) = \bar{P} + 732 \text{ кг},$$

где \bar{P} — среднее по породе, k — коэффициент.

Степень достоверности ($B = r_{I \times G_X}^2$) составляет 0,39, в том числе по данным

испытания отца по потомству — 0,20, по доказанной продуктивности матери — 0,12 и по продуктивности деда и бабушки — 0,07.

О составлении уравнения индекса (I) см. Н. Л. Le Roy, Statistische Methoden der Populationsgenetik, Basel, 1959, где дано также вычисление коэффициента k_m до k_{oo} как функции степени родства с пробандом (Метеор) и наследуемости доказанной продуктивности предков, а также степени достоверности для этого примера.

ного животного не больше, чем показатели проявленной им собственной продуктивности. Следовательно, данные испытания отца по потомству существенно повышают ценность и надежность данных о продуктивности предков. Согласно Эдвардсу (1953), для оценки молодых быков только по показателям продуктивности матери можно пользоваться выведенным А. Робертсоном уравнением:

$$I = h^2 (\bar{M} - \bar{StG}) + 0,2 (\bar{StG} - RD) + RD,$$

где I — индекс племенной ценности;

h^2 — показатель наследуемости средней продуктивности матери;

\bar{M} — средняя продуктивность матери;

\overline{StG} — средняя продуктивность по стаду (коровнику), откуда происходит мать;

RD — среднее по породе.

Надежность оценки по этому уравнению, а также по уравнению индекса, приведенному ранее, при использовании сравнительных средних показателей зависит в большой мере от правильного учета условий окружающей среды, в которых продуцировали предки, сестры и братья. Выбор и расчет этих сравнительных показателей требуют большой тщательности. Если это условие будет выполнено, то для сравнения можно воспользоваться средними показателями сверстниц по стаду (коровнику), что позволит отказаться от внесения поправок на возраст.

Испытание быка по потомству позволяет судить о племенной ценности мужских особей на основе средних показателей продуктивности полусестер (дочерей отца). Степень достоверности племенной оценки животного по показателям продуктивности сестер и по их сочетанию с показателями родителей приводится в таблице 7.

Таблица 7

| Известные показатели продуктивности | Влияние условий окружающей среды | | | | | |
|--|----------------------------------|------|---------|------|---------|------|
| | слабое | | среднее | | сильное | |
| | абс. | отн. | абс. | отн. | абс. | отн. |
| Самой особи | 0,80 | 1,00 | 0,50 | 1,00 | 0,20 | 1,00 |
| 1 полной сестры (брата) . . | 0,20 | 0,25 | 0,12 | 0,25 | 0,05 | 0,25 |
| 2 полных сестер (братьев) | 0,29 | 0,36 | 0,20 | 0,40 | 0,09 | 0,45 |
| 4 » » » | 0,36 | 0,46 | 0,29 | 0,57 | 0,15 | 0,77 |
| 8 » » » | 0,42 | 0,53 | 0,36 | 0,73 | 0,24 | 1,18 |
| 2 полусестер (полубратьев) | 0,08 | 0,10 | 0,06 | 0,11 | 0,02 | 0,12 |
| 4 » » » | 0,12 | 0,16 | 0,09 | 0,18 | 0,04 | 0,22 |
| 8 » » » | 0,17 | 0,21 | 0,13 | 0,27 | 0,07 | 0,37 |
| 10 » » » | 0,18 | 0,22 | 0,15 | 0,29 | 0,09 | 0,43 |
| 2 полных + 4 полубратьев и полусестер | 0,29 | 0,37 | 0,24 | 0,49 | 0,12 | 0,60 |
| 2 полных + 8 полубратьев и полусестер | 0,31 | 0,38 | 0,25 | 0,51 | 0,14 | 0,71 |
| 4 полных + 4 полубратьев и полусестер | 0,38 | 0,47 | 0,30 | 0,61 | 0,18 | 0,88 |
| 4 полных + 8 полубратьев и полусестер | 0,38 | 0,48 | 0,31 | 0,63 | 0,19 | 0,96 |
| $M + O + 2$ полных братьев и сестер | 0,42 | 0,53 | 0,31 | 0,62 | 0,16 | 0,79 |
| $M + O + 4$ полных братьев и сестер | 0,43 | 0,54 | 0,35 | 0,70 | 0,20 | 0,99 |
| $M + O + 8$ полных братьев и сестер | 0,45 | 0,56 | 0,39 | 0,79 | 0,25 | 1,27 |
| M или $O + 1$ сестры (брата) | 0,29 | 0,36 | 0,20 | 0,40 | 0,09 | 0,45 |
| M или $O + 2$ сестер (братьев) | 0,33 | 0,42 | 0,25 | 0,50 | 0,12 | 0,62 |
| M или $O + 4$ » » | 0,38 | 0,48 | 0,31 | 0,62 | 0,18 | 0,89 |
| M или $O + 8$ » » | 0,43 | 0,54 | 0,38 | 0,75 | 0,25 | 1,25 |
| $M + 2$ полусестер (полубратьев) по отцу | 0,28 | 0,35 | 0,18 | 0,36 | 0,07 | 0,37 |
| $M + 4$ полусестер (полубратьев) по отцу | 0,32 | 0,41 | 0,22 | 0,43 | 0,09 | 0,47 |
| $M + 8$ полусестер (полубратьев) по отцу | 0,37 | 0,46 | 0,26 | 0,52 | 0,12 | 0,62 |

Оценка по полным сестрам, если на одну корову приходится в среднем по 2—3 телки, практически не принимается во внимание. Сравнение полу-

сестер будет (согласно табл. 7) более надежным, чем показатели продуктивности матерей и бабушек, при условии, что имеются данные о продуктивности более 10 полусестер (см. родословную быка Метеора).

При закрытой племенной книге происхождение животного определяется только один раз, когда необходимо получить сведения о данном животном для занесения его в племенную книгу. Во многих зонах разведения при отборе на племя и государственном одобрении производителей предъявляются минимальные требования к качеству и показателям продуктивности их родителей и прародителей. Насколько глубоко необходимо знание родословной при выборе на племя того или другого животного, предоставляется решить самому животноводу. При анализе родословной наряду с регрессивными отношениями между предками и потомками учитываются также степень родства и инбридинга.

Оценка телосложения животного и его индивидуальной продуктивности

Принципы оценки животного, проведение испытаний продуктивности и обработка результатов рассмотрены в главах X и XI тома I «Руководства по разведению животных». Оценка по телосложению кладется в основу разведения рабочего скота. Рабочие качества животных определяются их размером, живым весом, развитием мускулатуры и конечностей, то есть теми признаками, которые одинаково хорошо выражены и у мужских и у женских особей. У мясного скота рост, мясность, степень ожирения и содержание малоценных частей (головы, конечностей) в туше оцениваются по размерам и типу телосложения. Напротив, такие признаки, как процентное соотношение отдельных кусков туши, мраморность и качество мяса, соотношение мясо/жир могут быть учтены только путем анализа потомства оцениваемых племенных животных.

В молочном скотоводстве оценка по типу телосложения имеет относительно меньшее значение. Она ограничивается по существу теми признаками, которые необходимо учитывать с точки зрения практической пригодности животного в данных условиях содержания, например крепость и постановка конечностей. После первого отела уже возможна оценка вымени по его объему, богатству железистой тканью, расположению и форме четвертей и сосков. Экстерьеру как показателю молочности придается мало значения. У джерсейских коров генетическая корреляция между оценкой выраженности типа и продукцией молочного жира составляет, по Гарвею и Лашу (1952), лишь 0,18. У айрширских коров она примерно та же — 0,16—0,19 (Тайлер и Хайатт, 1948). Путем селекции по типу и форме тела можно лишь в незначительной степени повысить молочность. Гарвей и Лаш пришли к заключению, что эффективность селекции по типу с целью повышения продуктивности в 6—10 раз ниже, чем при отборе по индивидуальным показателям продуктивности. Там, где это позволяют обстоятельства, с окончательным решением о пригодности животного на племя надо подождать до первого отела, тем более, что, по Клиффтону и др. (1958) и по Хайатту, Тайлеру и Конклину (1949), показатель повторяемости оценки в раннем и позднем возрасте лежит в пределах 0,3—0,4, а для отдельных признаков даже ниже. Из-за слабой генетической связи между экстерьерным типом и продуктивностью у специфических молочных пород племенная оценка их в молодом возрасте оказывается весьма ненадежной. Несмотря на такую невысокую генетическую корреляцию, к типу молочного скота предъявляются известные требования со стороны рынка, в связи с чем этот признак соответственно учитывается при отборе.

При разведении скота комбинированного молочного и мясного направления оценке экстерьера придается особое значение, поскольку лишь этим путем можно получить желательный для

хозяйства тип животных. При этом, кроме развития вымени, оценивается в первую очередь мясность. Предполагается, что скот комбинированного направления в большей мере соответствует генетической средней форме, чем специфический молочный или мясной скот, в связи с чем постоянно существует тенденция к сдвигу животных в сторону одного или другого из этих направлений. Поэтому при племенном отборе на желательное равновесие комбинации признаков необходима их корректура, что и осуществляется посредством оценки типа и экстерьера.

Отбор по проявленной индивидуальной продуктивности будет всегда более эффективным также в отношении признаков с невысокой наследуемостью. Поэтому в молочном и молочно-мясном скотоводстве необходимо вести систематический учет продуктивности. (О методах испытания молочной продуктивности, обработке результатов испытаний и их использовании в племенной работе см. том I, глава X.) Эффективная продуктивность животного обусловлена целым рядом внешних факторов, как возраст, наступление новой стельности, продолжительность предыдущего периода сухостоя, сезон начала лактации, кратность доения и условия кормления и содержания во время лактации. Все эти факторы скрывают истинные задатки продуктивности.

С возрастом (в период от первой до четвертой-шестой лактации) повышается и продуктивность, что связано с физическим развитием и раздвиганием. После достижения максимума продуктивности начинается постепенный спад. Ход этой обусловленной возрастом кривой продуктивности зависит от скороспелости. Содержание молочного жира бывает наиболее высоким в первую лактацию и остается относительно стабильным в последующие годы, если не было никаких нарушений в виде болезней и т. п. Раннее наступление новой стельности сокращает период лактации и обуславливает более быстрое снижение суточного удоя. Однако это уменьшение удоя с избытком компенсируется более частыми отелами и большим числом телят в течение жизни. Глубокого внимания заслуживает сезон отела и начало лактации. В умеренных широтах северного полушария наиболее благоприятные сроки отела — начало ноября — конец марта, потому что с началом весенней пастбы тенденция к снижению суточного удоя не проявляется в связи с новым подъемом продуктивности. Напротив, летние отелы в июле и августе отрицательно влияют на лактацию, потому что начало ее совпадает по времени с высуханием травостоя и переходом на зимнее кормление, что также снижает суточный удой, если рацион не будет усилен концентрированными кормами. Перевод на пастбищное содержание будущей весной уже не может повысить уровень молочной продуктивности. Весенние и осенние отелы в отношении влияния их на продуктивность занимают промежуточное положение. У британо-фризского скота средняя молочная продуктивность в зависимости от времени отела характеризуется следующими показателями (Лерчер, 1937):

| Время отела | Число лактаций | Удой, кг |
|---------------------------------|----------------|----------|
| Середина июня — конец августа | 540 | 4141 |
| Конец августа — начало ноября | 613 | 4261 |
| Начало ноября — середина января | 508 | 4596 |
| Середина января — начало апреля | 587 | 4665 |
| Начало апреля — середина июня | 529 | 4259 |

Даже при даче концентрированных добавок в пастбищный период и невысоком содержании грубых кормов в зимнем рационе летние отелы снижают продуктивность лактации в среднем на 10% по сравнению с зимними. Если животных кормят в основном грубыми кормами, производящимися в самом хозяйстве, то эта разница значительно выше.

Более частое доение несколько повышает продуктивность. Райс [74] сообщает на основе американских работ, что трехкратное доение давало через каждые 20 дней повышение продуктивности на 1% по сравнению с двухкратным. При 300 днях лактации это повышение составит уже 15%. При четырехкратном доении продукция молока должна быть на 25% больше, чем при двукратном. Новые данные, полученные на однояйцевых близнецах, напротив, говорят о том, что при трех-четырекратном доении это повышение намного меньше.

Внесением поправок на возраст отела, продолжительность лактации и т. д. можно достигнуть лучшей сравнимости показателей разных животных. Внесение поправок необходимо в тех случаях, когда сравниваются средние показатели группы животных и большего числа лактаций. Применительно к одной особи такие поправки, напротив, приводят к существенным ошибкам. В этом случае рекомендуется сравнивать показатели одной особи со средними показателями сверстниц по стаду или других животных, содержащихся на том же уровне кормления.

Содержание жира в молоке может значительно колебаться от одного доения к другому, в среднем же для всей лактации оно меньше зависит от внешних факторов, чем удой, что подтверждается более высоким показателем наследуемости. Это дает лучшие возможности для сравнения отдельных животных и лактаций. В связи с тем, что при племенном отборе надо учитывать как количество молока, так и его состав, для удобства расчета удои приводят к стандартному четырехпроцентному молоку. В зависимости от того, используется ли молоко непосредственно для потребления или перерабатывается на масло и молочные продукты, основной упор в селекции делают на обильно- или жирномолочность племенных животных и состав молока.

За основу оценки по молочности и жирномолочности берется удой за лактацию, преимущественно за первую. Она характеризуется более высокими показателями наследуемости, чем вторая или третья, так как на величину ее еще не влияют такие факторы, как продолжительность предыдущего периода сухостоя и др. Относительно пород комбинированного направления, обладающих средней скороспелостью, вопрос о племенном использовании решается только после третьей лактации, потому что дифференцировка показателей продуктивности по первой лактации не может считаться удовлетворительной, а вторая лактация, как показывает опыт, непоказательна. Влияние случайных отклонений условий содержания меньше сказывается на среднем показателе продуктивности, который выводится на основе нескольких лактаций. В этом случае мы можем оценить также регулярность отправления половых функций. Однако эти показатели могут быть положены в основу селекции лишь в более зрелом возрасте коровы и будут иметь решающее значение при оценке ее сыновей.

Показатели годовой продуктивности, которым с организационно-хозяйственной точки зрения отдается предпочтение, не могут быть положены в основу селекции, так как здесь интервал между отелами и продолжительность периода сухостоя выступают как дополнительные факторы изменчивости. По этой причине степень наследуемости молочной продуктивности по годовому удою оказывается в большинстве случаев ниже, чем по удою за лактацию, стандартизированному по продолжительности лактации. В связи со сдвигом срока отела от одного отела к последующему годовой удой будет охватывать неравноценные по продуктивности отрезки одной или двух следующих одна за другой лактаций и сильно варьировать из года в год.

При оценке продуктивных возможностей коровы, то есть ее способности перерабатывать энергию корма в энергию молока, необходимо принимать во внимание и ее живой вес. При увеличении живого веса увеличивается, как правило, и удой; однако это увеличение не пропорционально, следовательно, в расчете на единицу веса он фактически уменьшается. По Клейберу и Меду (1941), для сравнения продуктивных возможностей животных разного веса надо пересчитать удой на $3/4$ живого веса (рис. 169).

Оценка мясной продуктивности на живом животном ограничивается взвешиванием и измерением в различном возрасте, а также определением расхода корма в период откорма. Эти данные дополняются субъективной оценкой типа, мясности и степени упитанности (см. том I, глава X). По весу и расходу корма можно определить привес и оплату корма. К о х и К л а р к (1955) нашли различия в весе при рождении и при отъеме, а также в при-

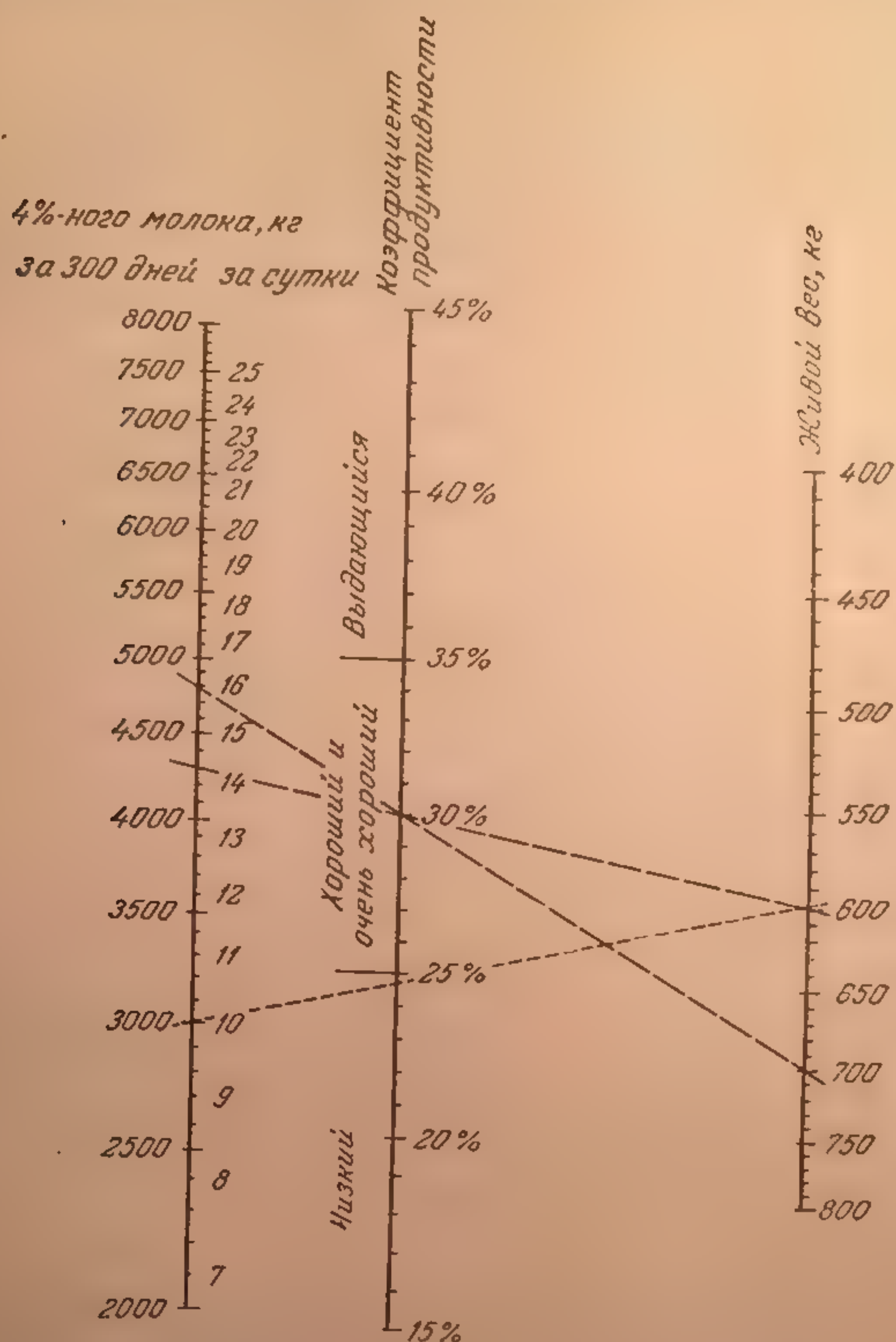


Рис. 169. Помограмма для вычисления приближенного коэффициента продуктивности (по Броди и Рагсдалю, 1935), перестроенная на килограмм как на единицу веса.

росте, обусловленные полом, сезоном отела и возрастом матери. Эти факторы надо принимать во внимание при оценке. Вес при рождении и отъеме, конечный вес при откорме, возраст при достижении веса 250 (450) кг и суточный привес, согласно данным Кнаппа и Кларка (1950), Дюсона, Йо и Кука (1955) и Шелби, Кларка и Вудварда (1955), имеют показатель наследуемости, лежащий в пределах 0,2—0,7; высота в холке, глубина груди, ширина зада и обхват груди — 0,3—0,6 (Вебер, 1957).

Селекция по этим важным для мясной продуктивности признакам должна быть эффективной, тем более, что они могут быть непосредственно определены на животных обоего пола.

Плодовитость и жизнённость

Регулярные отелы повышают рентабельность хозяйства и позволяют вести более строгий отбор животных. Регулярность отелов можно определить по числу покрытий, приходящихся на одну беременность, и по продолжительности периода между отелами. Степень наследуемости и повторяемости этого показателя составляет, согласно исследованиям, 0–0,2. Причиной таких ничтожно малых числовых значений может быть то обстоятельство, что данные исследований базируются на различиях между животными, которые сами по себе обладают нормальной плодовитостью; все бесплодные особи и те, у которых нарушены функции воспроизведения, выбраковываются уже при отборе. Следовательно, различия в числе покрытий на одну беременность и в продолжительности периода между отелами в большей мере обусловлены факторами окружающей среды. Создание оптимальных условий выращивания, кормления и содержания, а также условий для выявления полной продуктивности способствует более быстрому и успешному улучшению плодовитости животных. Плодовитость и жизнённость животных практически могут быть учтены только на основе происхождения, то есть путем отбора на племя потомков от родителей старшего возраста, племенная ценность которых уже известна.

При отборе племенных животных независимо от направления использования необходимо одновременно учитывать несколько признаков, например тип телосложения и конституцию и проявленную животным продуктивность. Все учитываемые признаки можно объединить в один индекс, которым и выражается племенная ценность. Применение этого метода на практике наталкивается на множество трудностей, которые возникают оттого, что объективных оснований для оценки отдельных звеньев по их хозяйственному значению и по фенотипическим и генетическим корреляциям между различными признаками не существует. К тому же генетические корреляции могут быть также изменены в результате отбора. При комбинированном направлении разведения после первоначальной оценки отдельных компонентов (признаков) такого уравнения индекса могут возникнуть отклонения от желательного направления селекции, и эти отклонения необходимо будет вновь корректировать. Поэтому, принимая во внимание медленную смену поколений, здесь предпочитают придерживаться нижних границ селекции. С этой целью к животным, заносимым в племенную книгу, предъявляется ряд минимальных требований в отношении продуктивности их предков, здоровья, типа и телосложения и позднее — индивидуальной продуктивности. Такая система требований способствует тому, что на племя не будут отобраны животные с выдающимся развитием одного, но недостаточной выраженностью другого признака, хотя в руках опытного селекционера они могут успешно, правда, с известным риском, использоваться на племя. В зонах разведения с преобладающими мелкими и средними фермами отбор по нижней границе селекции более надежен и способствует более равномерному, хотя, может быть, и несколько замедленному развитию породы в целом.

Испытания по потомству

Практически испытания потомства быков-производителей охватывают тип, телосложение и конституцию животных, молочность и жирность, мясную продуктивность и убойные качества. Оценка потомства по типу, телосложению и конституции можно начинать в раннем возрасте и повторять из года в год, пока, например, у дочерей не будут оценены и повторены особенности развития вымени. Оценка по экстерьеру (по характеру лактации) особенностей развития вымени. Оценка по экстерьеру позволяет судить об особенности передачи по наследству выдающихся качеств и пороков, живого веса, характера роста и скороспелости, то есть тех признаков, на основании которых планируется подбор родительских

пар (особенно при селекции по комбинированным признакам), а также оценивается продуктивность потомства. Таким образом можно своевременно выявить и выбраковать тех производителей, которые, например, передают по наследству крупные дефекты телосложения и постановки конечностей. Оценка потомства происходит или в самом стаде или на выводках. В первом случае имеется то преимущество, что все потомки или чисто случайно отобранные животные могут быть оценены с одновременной оценкой условий кормления и содержания и качества коров стада. Здесь, однако, не может быть взаимного сравнения, и, следовательно, трудно оценить прежде всего однородность (выравненность) поголовья. Это свойство можно правильно оценить лишь на выводках, поскольку есть гарантия, что там показывают не только лучших потомков. При общем содержании производителей такие выводки дают много полезных сведений животноводам-специалистам. Особой проблемой при испытаниях по потомству является испытание на рецессивные летальные факторы (см. главу XIV). Что касается спаривания отца с дочерью, то здесь больших препятствий как будто нет; однако в зависимости от обстоятельств следует считаться со сложными формами наследования. Дело в том, что особые условия внутриутробного развития могут привести к появлению такого же рода дефектов, которые обусловлены летальными факторами. Большей частью бывает трудно определить, идет ли в каждом отдельном случае речь о генетически обусловленном нарушении внутриутробного развития или же о следствии влияния факторов окружающей среды. Первое же появление потомков с дефектами, в особенности у отцов, которые проявили себя как «улучшатели» продуктивности, ставит владельца перед необходимостью определить, насколько велик риск при дальнейшем использовании данного производителя на племя. Чтобы положительно решить вопрос о наследственной обусловленности этих дефектов, надо тщательно изучить и исключить возможности влияния окружающей среды. Согласно данным Корса (1957), 80—90% всех исследованных им уродств он вынужден был классифицировать как случайные явления, так как ни предварительные, ни дальнейшие исследования не подтвердили их наследственную обусловленность.

Для испытания по молочности и жирномолочности группы дочерей испытываемых быков ставят на специальные станции, созданные по датскому образцу, или же учитывают их продуктивность непосредственно в стаде. На основании средних удоев дочерей, полученных на контрольных станциях, производителей делят на классы, причем наряду с определением удоя и жирности молока здесь можно проводить и другие исследования, касающиеся общего развития, оплаты корма, легкородности, емкости четвертей вымени и т. д., что невозможно осуществить в обычных условиях хозяйства. Эти данные являются ценным дополнением к племенному свидетельству быков. Надежность оценки производителей на каждой отдельной станции и в пределах всех этих станций, а также по сравнению с оценкой потомства в стаде определяется отбором контрольных групп и возможностью взаимодействия генотип — среда. В зонах разведения с выравненными условиями кормления и содержания последнее не имеет существенного значения.

Для определения племенной ценности на основе учета продуктивности дочерей в стаде, кроме средних показателей дочерей, используются и результаты сравнения мать—дочь (методика этого сравнения дана в главе XIV). Так как при оценке учитывается число дочерей, то надежность и сравнимость вычисленных показателей племенной ценности зависят в первую очередь от того, в какой мере удалось нивелировать различия в условиях, при которых группы дочерей или дочери и матери проявили свою продуктивность. Поэтому большее значение имеет выбор средних показателей для сравнения (среднее по стаду, товариществу, району, среднее сверстниц и т. д.). Дать здесь какие-либо общие рекомендации едва ли возможно, так как в зависимости от организации племенной работы, особенностей и вида использования быков, размера стад, природных и хозяйственно-экономических условий в каждом отдельном случае требуется особый подход, чтобы при



Рис. 170. Самцы одной семьи различного возраста, использовавшиеся для оценки по потомству, по типу телосложения и конституции.

этом вносилось как можно меньше поправок на эффективную продуктивность. Принимать во внимание матерей рекомендуется лишь в том случае, когда необходимо учесть генетические различия между племенными стадами, где использовались сравниваемые производители. Между первой лактацией дочери и очередной лактацией матери проходит не менее 2—3 лет, в течение которых могут значительно измениться условия в стаде в зависимости от естественных условий и роста трав. Поэтому там, где это возможно, надо отказаться от внесения поправки на этот фактор и тем самым избежать еще одного источника ошибок.

Учет наследуемости молочной продуктивности и продукции молочного жира при оценке потомства сводит значение индекса из фенотипической плоскости на генотипическую и выполняет, следовательно, функцию фактора надежности. Если в уравнении индекса племенной ценности для всех быков принимается одна и та же величина показателя h^2 , то ранговая последовательность их остается такой же, как и при оценке без учета этого показателя.

Чтобы как можно раньше оценить быка-производителя, пользуются данными краткосрочного учета продуктивности потомства. Это может быть продуктивность за первые 60, 100 или 180 дней лактации. Эти данные позволяют произвольно классифицировать быков по скороспелости дочерей. При учете продуктивности менее чем за 100 дней не удастся с достаточной точностью определить постоянство суточного удоя (или это вовсе невозможно), кроме того, здесь может сильнее сказаться на результатах месяц отела. Если имеются группы дочерей, сильно различающиеся по своим средним удоям, то такая ранняя оценка быков-производителей по учтенной краткосрочной продуктивности потомства даст ценные указания в отношении интенсивности их использования, до тех пор пока не будут получены данные о полных лактациях от достаточного числа дочерей.

Для испытаний мясной продуктивности необходимо поставить на контрольный откорм группы потомков по 12—20 голов в каждой. Откорм ведется на специальных станциях, где создаются стандартные условия кормления и где наряду с приростом можно определить и оплату корма. Согласно Мейсону (1951), молодняк целесообразно ставить на откорм с определенным начальным весом и откармливать до определенного конечного веса. Конечный вес устанавливается в зависимости от скороспелости породы и тре-

бований рынка в отношении качества мяса. С точки зрения техники разведения желательно, чтобы контрольный откорм был закончен как можно скорее, однако не раньше, чем закончится наступившая дифференциация индивидуального процесса роста. Для контрольного откорма пригодны и мужские особи (кастрированные и некастрированные, в зависимости от возраста при забое), так что у пород комбинированного направления можно одновременно оценить и молочную и мясную продуктивность.

Забой должен производиться на больших, централизованных бойнях, причем наряду с убойным выходом следует определять также качество мяса (зрелость, мраморность, способность поглощать воду, цвет и т. д.) и удельный вес ценнейших частей туши. Оценить эти качества можно, согласно Д ю м о н у (1953), на части туши (par traité), состоящей из задней части, поясницы и средней реберной части. Испытания мясной продуктивности потомства при разведении мясного скота и пород двойного направления использования начали проводиться совсем недавно и находятся в процессе разработки. Эти испытания осложняются тем, что мясная продуктивность в противоположность молочной складывается из целого ряда компонентов, которые трудно определить путем обычного измерения. Тем не менее улучшить оплату корма, убойный выход и скороспелость животных можно только путем проведения испытаний потомства, потому что на живом животном определяются лишь привесы и оплата корма как показатели их собственной продуктивности. Их убойные качества непосредственно определить нельзя.

О надежности данных испытаний потомства как средства для определения ценности животного можно получить представление из вычисленных Л е Р о е м (1958) коэффициентов (табл. 9).

Таблица 9

| Продуктивность | | Влияние условий среды | | | | | |
|--|----|-----------------------|------|---------|------|---------|------|
| | | слабое | | среднее | | сильное | |
| | | абс. | отн. | абс. | отн. | абс. | отн. |
| Самой особи | | 0,80 | 1,00 | 0,50 | 1,00 | 0,20 | 1,00 |
| Число потомков (при отсутствии селекции) | 5 | 0,61 | 0,76 | 0,40 | 0,80 | 0,21 | 1,05 |
| | 10 | 0,76 | 0,95 | 0,57 | 1,14 | 0,35 | 1,74 |
| | 15 | 0,82 | 1,03 | 0,67 | 1,33 | 0,44 | 2,22 |
| | 20 | 0,86 | 1,08 | 0,73 | 1,45 | 0,52 | 2,58 |
| | 30 | 0,90 | 1,13 | 0,80 | 1,60 | 0,61 | 3,07 |
| | 40 | 0,93 | 1,16 | 0,84 | 1,68 | 0,68 | 3,40 |

Отсюда видно, что заключение о племенной ценности быка в отношении молочной продуктивности (как признаку с невысокой наследуемостью) можно сделать на основе среднего удою пяти произвольно выбранных дочерей с такой же точностью, как по удою коровы можно судить о ее племенной ценности.

Чтобы с такой же точностью судить о племенной ценности особи в отношении признаков со средней наследуемостью ($h^2 \sim 0,5$), требуется 10, а в отношении признаков с более высокой наследуемостью ($h^2 > 0,6$) уже 15 потомков. Поэтому испытания потомства коров основного стада целесообразно проводить в форме выводки семейств с оценкой плодовитости и долголетия, а также систематического племенного обновления структуры более мелких стад. С другой стороны, чтобы с такой же точностью определить племенную ценность быка в отношении признаков с более высокой наследуемостью, требуется не так много потомков, как в том случае, когда мы имеем дело с признаками, в сильной степени подверженных влиянию окружающей среды. Поэтому на контрольный откорм ставятся меньшие по численности группы потомков, чем на испытания по молочной продуктивности.

Особо следует упомянуть о проведенном Б р ю г г е м а н о м с сотрудниками (1956) испытании матерей быков-производителей в условиях одина-

кового кормления и содержания. Определение оплаты корма, суточного надоя, содержания жира и белка и удоев по четвертям вымени дало очень точные материалы для объективной оценки этих животных. Обработанные с точки зрения разведения материалы используются при оценке происхождения быков, причем результаты испытания отражают здесь реакцию генотипа как целого на условия окружающей среды. При селекции, наоборот, существенное значение имеет только часть аддитивных влияний.

Способы разведения

Отбор по происхождению, собственной продуктивности и продуктивности потомства лучших животных охватывает, как уже упоминалось, лишь аддитивную часть дисперсии. Явления доминирования и сверхдоминирования и эффект взаимодействия генов могут быть использованы лишь в определенных системах спаривания. В какой мере эти явления влияют на образование хозяйственно важных признаков продуктивности, можно судить по различиям в наследуемости этих признаков в узком и широком смысле этого понятия. Согласно Б р а м б и (1958), та часть изменчивости молочной продуктивности, которая обусловлена неаддитивным действием генов, составляет примерно 10%. В комбинациях инбредных линий при незначительной видоспецифической плодовитости и медленной смене поколений она по хозяйственным соображениям практически не учитывается. В противоположность этому можно сохранить высокую степень родства и повысившееся в связи с этим генотипическое единообразие материала путем разведения по линиям. Этим методом пользуются при чистопородном разведении как молочного, так и мясного скота, при возможно малой степени инбридинга. При разведении мясного скота степень инбридинга обычно несколько выше, с другой стороны, в крупных хозяйствах чаще применяется промышленное скрещивание.

У пород с комбинированным направлением использования при подборе родительских пар стремятся в первую очередь к сохранению желательной комбинации. В связи с этим к мужским особям предъявляются повышенные требования в отношении тех признаков, которые в маточном стаде оставляют желать много лучшего. Следовательно, здесь речь идет о сочетании системы спаривания «равное с равным» для сохранения желательных признаков и «неравное с неравным», цель которого — исправить нежелательные признаки у потомства. Это требует больших возможностей отбора среди племенных производителей. Поэтому при разведении пород двойного направления используется относительно большее число мужских особей.

Только в крупных стадах для закрепления определенных типов можно в течение ограниченного времени рекомендовать применение инбридинга, так как для мелких хозяйств, учитывая тенденцию к снижению жизнеспособности и продуктивности в результате инбридинга и высокую стоимость каждого животного, это было бы связано с большим риском. Как метод разведения инбридинг, несомненно, сыграл в момент возникновения и формирования пород большую роль, чем в их последующей эволюции, и воспользоваться его преимуществами может только очень опытный животновод. Даже в больших стадах, как это видно по структуре родословных, после периода инбридинга всегда использовали для освежения крови купленных на стороне неродственных маткам стада производителей.

Ведение племенных книг

Определение племенной ценности при отборе и подборе родительских пар предполагает глубокое знание их происхождения, собственной продуктивности и продуктивности предков, полных братьев и сестер, а также знание качества потомства, и не только их собственного, но возможно большего числа

животных той же породы. Слишком мелкие размеры не позволяют отдельным закрытым стадам добиться желательного прогресса. Ведение зоотехнического учета считается задачей животноводческих союзов и управлений по ведению племенных книг, куда прикрепляются животноводческие хозяйства либо по территориальному признаку, либо в зависимости от породы разводимого скота. Для доказательства происхождения требуется контроль за случкой и регистрация и клеймение новорожденных животных. У пород с сплошной окраской используются для этого различного рода трафаретки, делаются выщипы на ушах или надеваются ушные бирки, выжигают также тавро на теле или на рогах. Животное заносится в племенную книгу либо на основе доказанного происхождения (закрытая племенная книга), либо позднее в возрасте половой зрелости на основе оценки по экстерьеру или при удовлетворении минимальных требований относительно продуктивности. После признания животного годным на племя начинается учет всех сроков отелов, потомков и продуктивности, причем испытания продуктивности осуществляются или со стороны специальных животноводческих организаций, или особыми испытательными станциями. Обработка и регулярная публикация материалов зоотехнического учета позволяет животноводам более тщательно оценивать животных своего стада. Чем совершеннее и правильнее будет оценка условий среды, где выращивались и продуцировали животные, тем надежнее будет определена их племенная ценность на основе учтенных данных. Уровень кормления и содержания обуславливает в большей или меньшей мере выявление задатков животного, поэтому одна из важнейших задач управлений по ведению племенных книг состоит в том, чтобы, тщательно изучив условия окружающей среды, установить соответствующие средние показатели для сравнения и факторы поправок на эффективную продуктивность.

Введение и распространение искусственного осеменения вызвало к жизни и новые формы организации племенного дела. Преимущество нового метода заключается в более быстрой проверке потомства молодых быков и возможности интенсивного размножения ценных животных. Организации, ведающие искусственным осеменением, участвуют также в ремонте поголовья племенных быков. Искусственное осеменение само по себе не является новым методом разведения. Усиленное использование производителей с помощью искусственного осеменения приводит лишь к интенсификации всех зоотехнических мероприятий, обычно принятых в животноводстве.

Поэтому для успешного применения искусственного осеменения необходимо тщательное и далеко идущее планирование животноводства.

III. Разведение овец

Во всем мире насчитывается свыше 900 млн. овец. Благодаря своей многосторонней продуктивности и способности жить и развиваться в различных климатических и почвенных условиях овца стала одним из наиболее широко распространенных видов домашних животных.

Цели разведения

Исключительное или преобладающее содержание вне помещения требует от овцы, независимо от направления продуктивности, способности максимально использовать пастбище и крепкой конституции, свидетельствующей о хорошем состоянии здоровья. Как пастбищное животное, овца в большей степени, чем другие домашние животные, подвергается влиянию погоды и смены времен года. Задатки продуктивности могут полностью развиваться лишь тогда, когда они сочетаются с устойчивостью по отношению к болезням ног и паразитарным инвазиям и способностью переносить неблагоприятные

условия окружающей среды. В районах с обилием осадков к этим болезням особенно восприимчивы высококровные шерстные и скороспелые мясные овцы.

Шерстная продуктивность

Потребность в шерсти для изготовления одежды привела к тому, что овец начали разводить и в тех районах, где для этого не было благоприятных природных условий. С развитием средств сообщения дальние расстояния уже не представляют собой непреодолимых препятствий, и это со временем привело к специализации овцеводческих хозяйств в соответствии с природными и экономическими условиями. Так, разведение тонкорунных мериносовых пород сконцентрировалось в Австралии, Южной Африке и в США, производство шерсти помесных овец — в Новой Зеландии, Южной Америке, США и СССР, а разведение овец для производства грубой ковровой шерсти — в Восточной Европе и в Азии.

Количество и качество шерсти

Шерстная продуктивность определяется весом руна, полученного с одной овцы за одну стрижку; нормально животное стригут один раз в год. В горных районах, где в течение длинной зимы овец держат в помещениях, стрижка производится 2 раза в год — весной и осенью. Общий настриг в результате двукратной стрижки примерно на 8—12% выше, чем при однократной стрижке, однако в первом случае шерсть короче и поэтому меньше ценится. В некоторых хозяйствах овец стригут 3 раза в два года.

Наследуемость веса невытого руна колеблется, по данным многочисленных авторов (Али, 1952; Блеквелл, 1955; Дони, 1956; Морли, 1955; Рей, 1950; Тернер, 1956, и др.), между 0,10 и 0,67 в зависимости от породы, формы содержания и уровня племенной работы. У мериносовых овец эти величины, как правило, выше (0,3—0,7), у мериносовых помесей несколько ниже и самые низкие коэффициенты наследуемости найдены у новозеландских овец ромни-марш. При разведении шерстных овец в основу селекции кладется величина настрига. Наследуемость веса чистой шерсти (очищенной от грязи и жира) у мериносов также относительно высока (табл. 10).

Таблица 10

Коэффициенты наследуемости некоторых свойств руна

| Признак | Порода | Коэффициент наследуемости (h^2), пределы колебаний |
|------------------------------------|---------|--|
| Вес невытого руна | Разные | 0,10—0,50 |
| Вес невытого руна | Меринос | 0,25—0,60 |
| Вес вытого руна | » | 0,30—0,50 |
| Живой вес | » | 0,20—0,50 |
| Складчатость кожи | Разные | 0,20—0,70 |
| Длина штапеля | Меринос | 0,20—0,50 |
| Средний диаметр волокна | » | 0,40—0,60 |
| Число волокон на 1 см ² | » | 0,40—0,50 |
| Число извитков на 1 см | » | 0,30—0,40 |
| Сортимент (spinning count) | » | 0,30—0,40 |
| Мягкость руна | Разные | 0,00—0,60 |
| Окраска | Меринос | 0,20—0,40 |
| Характер шерсти | | |

Величина настрига зависит от размеров животного, складчатости кожи и оброслости головы, длины штапеля, диаметра волокон, густоты руна и содержания грязи и жира (табл. 11 и 12).

Таблица 11

Фенотипическая корреляция внутри пола и года между различными признаками продуктивности мериносов (Морли, 1951)

| | Выход шерсти | Вес невымытой шерсти | Вес мытой шерсти | Длина штапеля | Живой вес | Складчатость кожи |
|--------------------------------|--------------|----------------------|------------------|---------------|-----------|-------------------|
| Вес невымытой шерсти | 0,05 | | | | | |
| Вес мытой шерсти | 0,69 | 0,77 | | | | |
| Длина штапеля | 0,47 | 0,22 | 0,48 | | | |
| Живой вес | 0,04 | 0,30 | 0,25 | 0,12 | | |
| Складчатость кожи | -0,25 | 0,31 | 0,06 | -0,34 | -0,12 | |
| Извитость | -0,30 | -0,25 | -0,36 | -0,34 | 0,00 | 0,09 |
| Диаметр волокна | 0,07 | 0,15 | 0,14 | 0,03 | 0,15 | 0,01 |

Таблица 12

Генетические корреляции между различными признаками продуктивности мериносов (Морли, 1950)

| | Вес мытой шерсти | Длина штапеля | Живой вес | Складчатость кожи | Извитость |
|-----------------------------|------------------|---------------|-----------|-------------------|-----------|
| Вес мытой шерсти | | -0,38 | -0,06 | 0,28 | -0,83 |
| Длина штапеля | -0,38 | | (-1,11) | -0,65 | -0,18 |
| Живой вес | -0,06 | (-1,11) | | 0,23 | 0,12 |
| Складчатость кожи | 0,28 | -0,65 | 0,23 | | 0,50 |
| Извитость | -0,83 | 0,18 | 0,12 | 0,50 | |

С увеличением размеров (веса) животного должен соответственно увеличиться и вес руна, однако лишь около 20% изменчивости веса руна обусловлены различиями в весе животных (Тернер, 1956). Эта зависимость изменяется с возрастом (Плановски, 1957) и не является линейной, то есть действительна только в определенных границах веса. Так, Михалка (1957) нашел у венгерских мериносов при увеличении живого веса с 30 до 60 кг увеличение веса руна на 0,044 кг на 1 кг живого веса и у кавказских рамбулье — 0,057 кг при увеличении их веса от 40 до 70 кг. Сверх этого веса такая зависимость не наблюдалась. Поэтому повышение веса руна путем увеличения размеров тела применяется относительно редко, тем более, что оно отрицательно коррелирует с некоторыми качественными признаками руна.

Вес мытой шерсти еще слабее коррелирует с размерами тела. Морли (1950) обнаружил даже отрицательную генетическую корреляцию между этими двумя признаками (табл. 12).

Небольшое повышение величины настрига может быть достигнуто путем увеличения поверхности тела за счет образования складок кожи (Джонс и сотр., 1946), однако вес чистой шерсти при этом практически не меняется. Морли (1950) нашел у мериносов невысокую положительную генетическую корреляцию (табл. 12) между весом чистой шерсти и складчатостью кожи, но высокую отрицательную корреляцию по отношению к длине штапеля. Поэтому нецелесообразно стремиться к повышению шерстной продуктивности за счет повышения складчатости кожи, тем более, что таких животных труднее стричь (больше ран от порезов) и, кроме того, этот признак нежелателен у откормочных ягнят (Шелби и сотр., 1953). Величину настрига ограничивает в первую очередь кормовая база, а не складчатость кожи. Поэтому сейчас при разведении мериносов предпочтение вновь отдается животным с бесскладчатой кожей.

Небольшого повышения настрига шерсти можно ожидать при увеличе-

нии оброслости головы, однако если она чрезмерна, то это приводит к нежелательной у пастбищных животных «шерстной слепоте». Складчатость кожи ($h^2 = 0,4—0,6$). Их можно определить уже в раннем возрасте, и поэтому они легко селекционируются.

С весом руна наиболее тесно связана длина штапеля. Правда, Морли (1950) нашел отрицательную генетическую корреляцию (табл. 12) между этим признаком и весом чистой шерсти, а Карам и сотр. (1953) установили то же самое по отношению к живому весу. Коэффициенты наследуемости длины штапеля в большинстве случаев высоки, что позволяет надеяться на положительное действие отбора. С увеличением длины штапеля увеличивается и медулляция волокон (наличие волокон с сердцевинкой), а тонина и извитость уменьшаются. Антагонизм между длиной волоса и тониной можно объяснить конкуренцией в использовании ограниченного питательного материала. Во всяком случае, в тонкорунном овцеводстве длину штапеля можно увеличивать только до определенных границ. Текстильная промышленность по техническим причинам больше заинтересована не в увеличении длины, а в ее уравниности и однородности.

Тонина (диаметр волокон) как важнейший качественный признак не зависит от веса руна и веса мытой шерсти ($r = 0—0,2$, у мериносовых помесей до 0,4). Коэффициенты наследуемости тонины, за небольшим исключением, не достигают 0,5. Это указывает на то, что некоторая уравниность по тонине достигнута лишь у мериносов, а также на то, что тонина шерсти в значительной мере обусловлена факторами окружающей среды, в особенности кормлением. Например, в районах с обильным осадков летняя шерсть всегда грубее, чем зимняя, то есть та, которая образуется в период более скудного кормления, но меньшей влажности.

Тонину шерсти на живом животном можно определить лишь весьма приблизительно и субъективно. Благодаря тому, что тонина тесно связана с густотой руна и извитостью, ее можно определить непрямым путем по этим двум признакам, которые легко установить на внутреннем и наружном штапеле и учесть при селекции. Чем тоньше шерсть, тем больше густота волокон. У мериносов, по данным Босмана (по Тернеру, 1956), на 1 см² поверхности кожи приходится от 4600 до 9300 волокон. Для шерстной продуктивности густота руна, то есть настриг шерсти с единицы поверхности кожи, важнее, чем общая поверхность кожи, однако в зависимости от породы, условий кормления и содержания значение отдельных факторов, от которых зависит вес руна, неодинаково.

Извитость наряду с тониной шерсти определяет ее мягкость и прядильные качества. Извитость является важным селекционным признаком, и ее легко определить уже на молодом животном. Средние коэффициенты наследуемости числа извитков на единицу длины приведены в таблице 10. Затрудняет племенной отбор отрицательная фенотипическая и генотипическая корреляция этих признаков с весом невымытой и мытой шерсти (табл. 11 и 12). Тонина и извитость во многом определяют торговый сортимент шерсти (spinning count). Коэффициенты наследуемости этих субъективных признаков лежат в пределах 0,3—0,4.

В промышленную переработку поступает только мытая шерсть. Кроме длины, тонины и извитости, при разведении овец надо уделять внимание также выходу чистой шерсти. С увеличением тонины шерсти выход ее уменьшается (см. том I, глава VI). В тонкорунном овцеводстве отмечается довольно слабая связь между выходом шерсти и тониной, но более тесная отрицательная корреляция с извитостью и складчатостью кожи (табл. 12). У животных с сильно складчатой кожей и тонкой извитой шерстью отмечается тенденция к более высокому содержанию грязи и пота в руне. В связи с тем, что коэффициент наследуемости этого последнего признака равен 0,75 (Морли, 1951), нежелательное повышение содержания пота можно довольно легко устранить селекцией.

Кроме межпородных и индивидуальных различий в качестве шерсти, есть еще различия, наблюдаемые у одного и того же животного, в зависимости от того, на какой части тела растет шерсть. Так, длина штапеля уменьшается, как правило, от головы к хвосту, от спины к животу различия несколько меньше. Шерсть на лопатке тоньше, чем на задней части туловища, извитость уменьшается от спины к животу и на середине туловища лучше, чем на лопатке и крестце. Наибольшая густота волокон отмечается на лопатке и бедре и уменьшается в направлении от спины к животу вначале слабее, а затем сильнее. Выход шерсти наиболее высокий с холки и наиболее низкий с крестца (С у г а и, 1957), однако различия между частями тела намного меньше, чем индивидуальные различия между животными. Различия в качестве волокон одного руна сами по себе не имеют никакого значения для промышленной переработки, потому что они устраняются при сортировке. Все же при племенном отборе следует уделять внимание уравниваемости руна, чтобы уменьшить расходы на сортировку. Необходимо также выбраковывать животных с такими пороками шерсти, как «нитка», медуллиция (наличие волокон с сердцевинкой) и др. (см. том I, глава VI), которые не обусловлены неблагоприятными условиями окружающей среды.

Физические свойства шерсти, как прочность, эластичность и т. д., определяются только с помощью технических приспособлений и оцениваются при бонитировке не непосредственно, а по их отношению к длине и извитости. В отношении окраски предпочтение отдается белой шерсти, которую можно окрасить в любой цвет. Натуральные коричневые и черные шерсти не обладают прочной окраской и используются только для внутренних нужд. Окраска шерсти — наследственно закрепленный признак, поэтому его легко сохранить, если не применять скрещивание с породами, имеющими другую окраску.

П л о д о в и т о с т ь и м я с н а я п р о д у к т и в н о с т ь

Мясная продуктивность определяется способностью к росту и числом потомков. Относительное значение при этом имеют требования рынка. Чем больше спрос на молодое мясо, тем меньше должен быть убойный вес животного, и число потомков приобретает здесь большее значение.

Основой для селекции по признаку, под которым подразумевают способность к росту, служат живой вес в определенном возрасте (при рождении или отъеме), телосложение (тип, скороспелость), расход корма на 1 кг привеса, убойный выход и качество мяса.

В е с п р и р о ж д е н и и зависит от очень различных факторов (табл. 13). У крупных пород он выше, чем у мелких, а внутри этих пород крупные овцематки в большинстве случаев приносят больших ягнят, чем

Таблица 13

Пределы колебаний коэффициентов наследуемости различных признаков мясной продуктивности
(Шелтон и сотр., 1954)

| Признак | Исследуемый материал | Коэффициенты наследуемости (h^2), пределы колебаний |
|---|----------------------|---|
| Живой вес при рождении | Разные породы | 0,06—0,72 |
| » » » отъеме | » » | 0,04—0,42 |
| » » в 12-месячном возрасте | Меринос | 0,09—0,40 |
| Выраженность (оценка) типа при отъеме | Разные породы | 0,07—0,40 |
| Выраженность (оценка) типа в 12-месячном возрасте | Меринос | 0,12—0,20 |
| Суточный привес | Разные породы | 0,58 |

мелкие. До тех пор, пока не закончился рост матери, влияние ее размеров неотделимо от влияния возраста. Разница в весе при рождении одного ягненка у молодых и взрослых овцематок составляет 300 г и при рождении двоен приблизительно 800 г (А л и, 1952). С увеличением числа ягнят в помете вес каждого ягненка уменьшается. Для английских пород Хэмамонд [35] определил, что одиночный ягненок на 29% тяжелее двойневого, а тройневый на 9% легче двойневого, причем различия между стадами, хозяйствами, временем года и кормлением были значительными. Баранчики тяжелее ярок (от полфунта до фунта), однако в многоплодных окотах эти различия менее заметны. Сильное влияние на вес при рождении оказывает тип и интенсивность кормления суягной овцематки, особенно в течение двух последних месяцев. Влияние хорошего кормления сказывается прежде всего на более высоком весе ягнят при рождении, лучшей жизнеспособности приплода и более высокой молочности маток. Однако отсюда не следует, что кормление суягных маток надо форсировать, потому что слишком крупные одиночные ягнята затрудняют роды, в связи с чем увеличиваются потери.

Те же факторы в несколько ослабленной форме влияют и на вес при отъеме. Поэтому показатели наследуемости лежат немного ближе один к другому, но в той же последовательности, что и показатели наследуемости веса при рождении, и у шерстных пород несколько выше, чем у мясных. Мелкие ягнята не могут достигнуть минимального веса более крупных, однако молочность матери намного важнее для веса при отъеме, чем вес ягненка при рождении. Поэтому по весу ягненка при отъеме определяется молочность матери. Хотя в подсосный период ягнятам уже дают и другие корма, однако их основная потребность в корме покрывается в первую очередь за счет молока. Поэтому корреляция между весом при отъеме и весом взрослого животного не особенно высока. У шотландских овец горной породы она составляет +0,52 (Донн, 1956). Лишь 25—30% изменчивости веса взрослого животного обусловлены различиями в весе при отъеме. Вес ягненка в 12-месячном возрасте имеет для шерстного овцеводства большее значение, чем для мясного, так как ягнята, предназначенные на откорм, забиваются обычно раньше.

Живой вес характеризует особенности роста лишь частично и поэтому сам по себе не может считаться селекционным показателем. При одинаковом весе форма и состав туши животного могут быть очень различными. Желательные для мясной продуктивности формы нельзя отразить в промерах туловища. Поэтому тип, развитие мускулатуры, прочность костяка и упитанность оцениваются субъективно. Наследуемость данных такой субъективной оценки невысока. Коэффициенты наследуемости как общей оценки, так и оценки отдельных частей тела всегда ниже 0,4, а чаще не выше 0,2. Для частей тела, которые рано развиваются и определяются структурой скелета, как, например, голова, длина конечностей и лопатки, эти коэффициенты несколько выше, чем для тех частей, которые в своем формировании зависят от кондиций животного (мускулатура поясницы и бедра). Невысокая наследуемость оценки типа может объясняться тем, что наследственные задатки, которые с анатомической точки зрения действуют аддитивно, ведут себя в отношении результатов оценки эпистатически именно тогда, когда гармоническое развитие всех частей тела считается желательным, а крайние отклонения в одном направлении — нежелательными.

Оплату корма и убойные качества можно точно определить только путем испытания групп потомства на контрольно-откормочных станциях, как это в последнее время стало практиковаться и в ФРГ. Здесь возникают в принципе те же проблемы, что и при испытаниях мясной продуктивности крупного рогатого скота и свиней. Начальный и конечный вес при контрольном откорме следует устанавливать такой, чтобы можно было учесть и скороспелость животных и требования рынка. Наследуемость суточного при-

веса, по данным Шелби и сотр. (1954), ставивших опыты на различных породах, довольно высока — 0,58. Напротив, различия в оплате корма объясняются в большинстве случаев различиями в начальном весе и суточном привесе. О зависимости, существующей между признаками мясной и шерстной продуктивности, можно получить представление из таблицы 14. Отсюда

Таблица 14

Корреляции между различными признаками продуктивности
(По Шелтону и сотр., 1954)

| Рамбулье | Начальный вес | Конечный вес | Суточный вес | Оплата корма | Форма тела | Вес невытой шерсти | Вес чистой шерсти | Длина штапеля | Диаметр волокон |
|------------------------------|---------------|--------------|--------------|--------------|------------|--------------------|-------------------|---------------|-----------------|
| Начальный вес | | 0,79 | 0,43 | | —0,20* | 0,50 | 0,46 | 0,00* | 0,34 |
| Конечный вес | 0,69 | | 0,88 | | —0,39 | 0,52 | 0,44 | —0,07* | 0,28 |
| Суточный привес | 0,00 | 0,72 | | | —0,39 | 0,35 | 0,29 | —0,03* | 0,21* |
| Оплата корма | 0,85 | 0,42 | —0,63 | | | | | | |
| Форма тела . . . | —0,36 | —0,29 | —0,26 | —0,11* | | —0,16 | —0,15 | —0,03* | —0,02* |
| Вес невытой шерсти | 0,49 | 0,64 | 0,34 | 0,29 | —0,02* | | 0,82 | 0,11 | 0,30 |
| Вес чистой шерсти | 0,36 | 0,53 | 0,31 | 0,30 | —0,18* | 0,81 | | 0,30 | 0,44 |
| Длина штапеля | 0,02* | 0,03* | 0,01* | —0,14* | 0,12* | 0,27* | 0,40 | | 0,03* |
| Диаметр волокон | 0,05* | 0,22 | 0,24 | —0,12* | | 0,08* | 0,00* | —0,26 | |

* Данные статистически недостоверны.

видно, что рост тела и рост шерсти проходят в одном направлении и не стоят в антагонистическом отношении к тонине шерсти. Галема (1956) на тексельских овцах получил также положительную корреляцию между качеством шерсти и качеством полутуши. Можно сочетать шерстную продуктивность с мясной при условии, что животным будут созданы надлежащие условия кормления и содержания. Отрицательные корреляции между формой тела и суточным привесом, указанные в таблице 14, получены оттого, что при оценке типа лучшее качество оценивалось одним, а худшее — четырьмя баллами. Отрицательный знак соответствует, таким образом, положительной зависимости между оцениваемыми признаками.

Дополнение показателей мясной продуктивности, полученных при контрольном откорме, оценкой убойных качеств позволяет судить о виде и характере отложения жира (мраморность) и о соотношении между ростом мышц и костей, а следовательно, о скороспелости животного. В то время как в таких показателях, как вес при рождении и отъеме, получают отражение в первую очередь условия внутриутробного развития и молочность матери, в развитии форм, убойном весе ягненка и убойном выходе отражается закрепленная в генотипе способность к откорму и мясной продуктивности.

П л о д о в и т о с т ь

Мясная продуктивность и интенсивность селекции определяется числом ягнят, полученных от одной овцематки за год. Плодовитость маток выражается обычно средним числом ягнят, полученных на 100 суягных овцематок за год. У большинства пород этот показатель колеблется между 100 и 200, у некоторых он намного выше и составляется из числа ягнят в помете

ДУКТИЛЬНОСТИ

Итак, что такое
неудача?

| | |
|-------|--------|
| 0,46 | 0,00* |
| 0,44 | -0,07* |
| 0,29 | -0,02* |
| -0,15 | -0,03* |
| 0,82 | 0,11 |
| | 0,30 |
| 0,40 | |
| 0,00* | -0,26 |

авления и не сто
м а (1956) на т
цию между каче
перстную продук
даны подлежащи
ляции между фир
получены отос
днее — четыре
положительна

фикацией или кормить их так, чтобы они постоянно находились в хорошей упитанности,— решается на практике в зависимости от существующих условий кормления и содержания. Двойные и тройные окоты сопровождаются большими потерями веса, чем одиночные, однако отход молодняка при этом выше, особенно если кормление ко времени отъема было скудным.

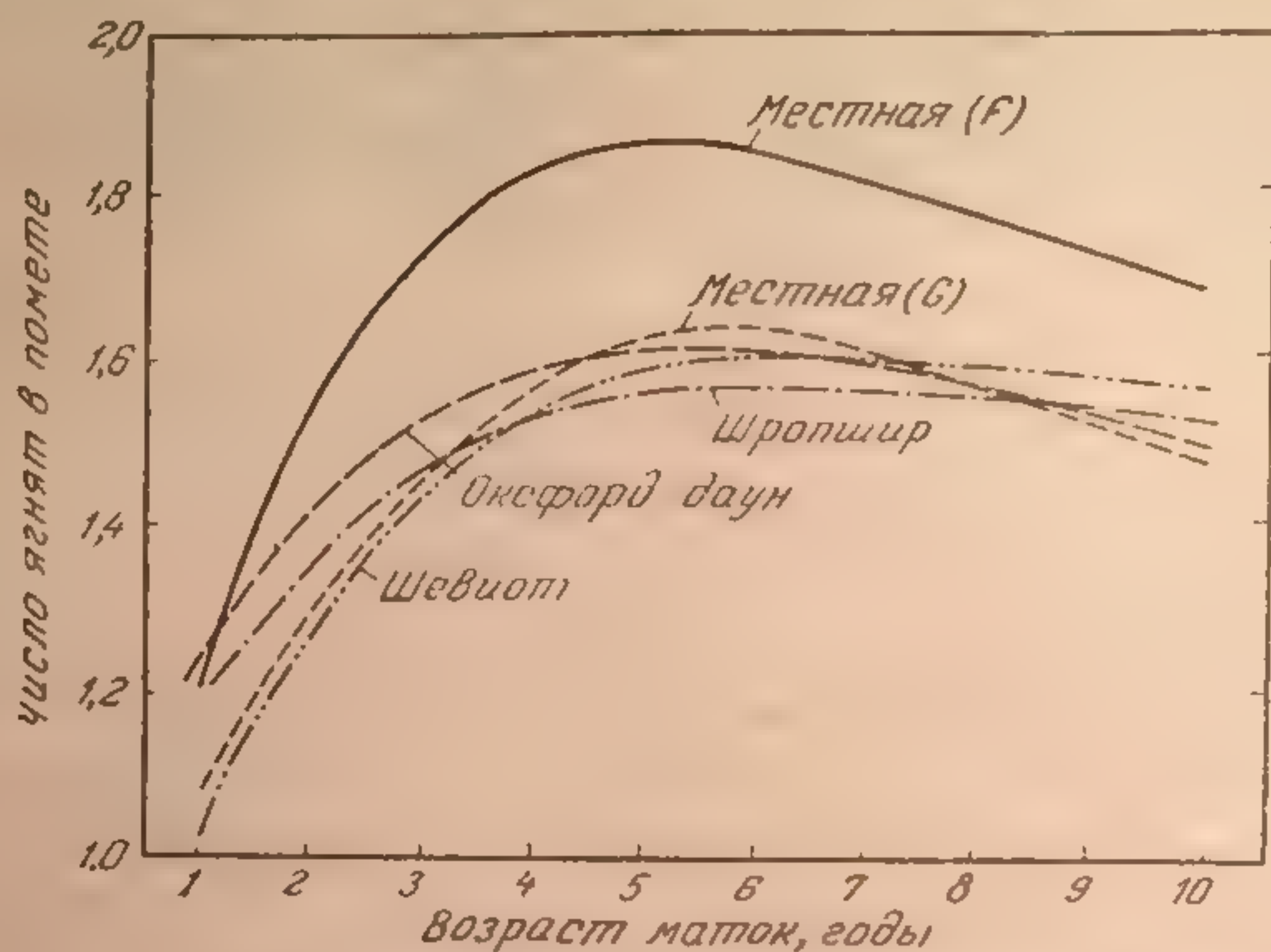


Рис. 171. Влияние возраста матери на число ягнят в помете у разных пород овец (по Йоганссону и Ханссону).

Два окота в год можно получить только у тех пород, у которых охота наступает независимо от времени года, например у мериносов и у местных пород Центральной и Южной Европы. Согласно данным Швейцарской инспекции по разведению мелкого скота, среднегодовое число окотов по породам и стадам колеблется в Швейцарии между 1,1—1,6; среднее число ягнят в помете 1,0—1,9 и среднее число ягнят на одну овцематку в год 1,2—2,6.

Вызывание охоты путем применения гормонов не практикуется. При определенных хозяйственных условиях желательно период ягнения ограничить определенным сезоном даже у пород с удлиненным сезоном размножения.

Молочность

Широко распространенное в древние времена доение овец сохранилось поныне лишь в странах Средиземноморья и в Южной Европе. В заокеанском овцеводстве доение овец не практикуется. Остфризская порода овец, где велась селекция по молочности, не уступает по продуктивности хорошим козам; хозяйственное значение молочной продукции овец оценивается не по одному животному, а по целому стаду. При селекции по комплексу признаков, то есть при сочетании нескольких направлений продуктивности, удельный вес каждого из направлений определяется способностью животного потреблять корм и использовать питательные вещества этого корма на производство пухного вида продукции. В зависимости от породы перевес получает одно из направлений продуктивности. Так, удой грубошерстной овцы лангхе в 3—4 раза превышает удой тонкорунных овец сопраниссана, зато настриг шерсти у последних на 1,5 кг выше, невзирая на меньший живой вес (Мейсон и Дассат, 1952 и 1958).

У овцематок, которых продолжали доить после отъема ягнят, настриг шерсти при одинаковых условиях кормления несколько меньше, чем у тех, которых не доили. В качестве шерсти, напротив, никаких различий практически не отмечается (Цельник, 1957). Живой вес, вес руна и молочность

зависят также от возраста животных, времени окота, числа ягнят в помете и времени отъема — факторов, которые необходимо учитывать при отборе на племя. Изменяющиеся из года в год хозяйственные условия играют меньшую роль, поскольку отбор производится в одинаковом возрасте (между сверстниками). О генетических корреляциях между признаками молочной, мясной и шерстной продуктивности известно очень немного. Мейсон и Дассат (1958) нашли положительную корреляцию между весом руна лактации и живым весом и отрицательную между молочностью и живым весом к концу лактации. Корреляция между молочностью и весом руна не найдена. Каких изменений можно ожидать, если вести усиленную селекцию по одному или другому направлению продуктивности, экспериментально еще не выяснено.

Смушковая продукция

Смушки для изготовления мехов получают от каракульской овцы и ее помесей. Смушковую продукцию можно сочетать только с молочной, но не с шерстной и мясной, так как для получения смушка ягнят забивают вскоре после рождения. Качество смушка определяется формой, прочностью, плотностью, блеском и уравниенностью завитков. При определении качества смушка учитывается также длина волосяного покрова, окраска и размер шкурки. Поэтому в смушковом овцеводстве большое значение придается весу ягнят при рождении. Особо ценным мехом считается каракульча (шкурки недоношенных ягнят), однако получить такие шкурки у нормально родившихся ягнят путем селекции невозможно.

С возрастом животного завитки распускаются. Желательная форма и качество завитков сопутствуют только грубому волосу и встречаются чаще у черных, чем у коричневых и серых каракульских помесей. Поэтому каракульских овец не рекомендуется скрещивать с тонкорунными.

Размер завитков, прочность и блеск характеризуются высокими показателями наследуемости, привлекательность, форма завитка и вес при рождении — средними, и качество и длина волоса — низкими (Яо и сотр., 1953). При оценке и отборе новорожденных ягнят на племя необходимо учитывать также те изменения, которые наступают при обработке шкурки; это позволит всегда получать такие типы, на которые имеется спрос на рынке.

Половая зрелость и использование на племя

Возраст, когда овец впервые пускают в случку, сильно колеблется в зависимости от скороспелости. Скороспелые мясные овцы идут первый раз в случку в 8-месячном возрасте, позднеспелые тонкорунные, напротив, лишь в возрасте от 1½ до 2 лет. И баранчики и ярочки становятся половозрелыми в одном возрасте, использоваться на племя они могут в течение 8—12 лет. Баран может идти в случку в любое время, ярка подпускает барана только в период охоты. У многих пород овец охота наступает в зависимости от местных условий только в определенное время года, число последующих течковых циклов также ограничено. Особенности сезона размножения у британских пород овец изучены Хафцем (1952). Как следует из его данных, отраженных на рисунке 172, наступление охоты зависит от длины дня.

Охота продолжается от 24 до 36 часов и повторяется через 2½—3 недели. Овуляция происходит лишь к концу охоты.

Охоту у ярок можно установить только при помощи барана. Чтобы в отарах, как и при разведении по линиям, вести контроль за спариванием, необходимо использовать так называемых пробников. Известный контроль за спариванием возможен также при вольной и классной случках. Для этого внутренняя сторона передних конечностей баранов окрашивается маркиро-

вочной краской. Цвет ее у разных баранов различен и меняется по неделям. В конце каждой недели можно распознать «помеченных» ярок. При вольной случке один баран в зависимости от возраста может покрыть от 20 до 40 ярок, при классной — от 40 до 60 и при ручной — до 100 ярок. К началу случного сезона бараны должны быть доведены до хороших кондиций, кроме того, надо осмотреть их копыта и ноги. Вместо естественного спаривания в овцеводстве применяется также искусственное осеменение.

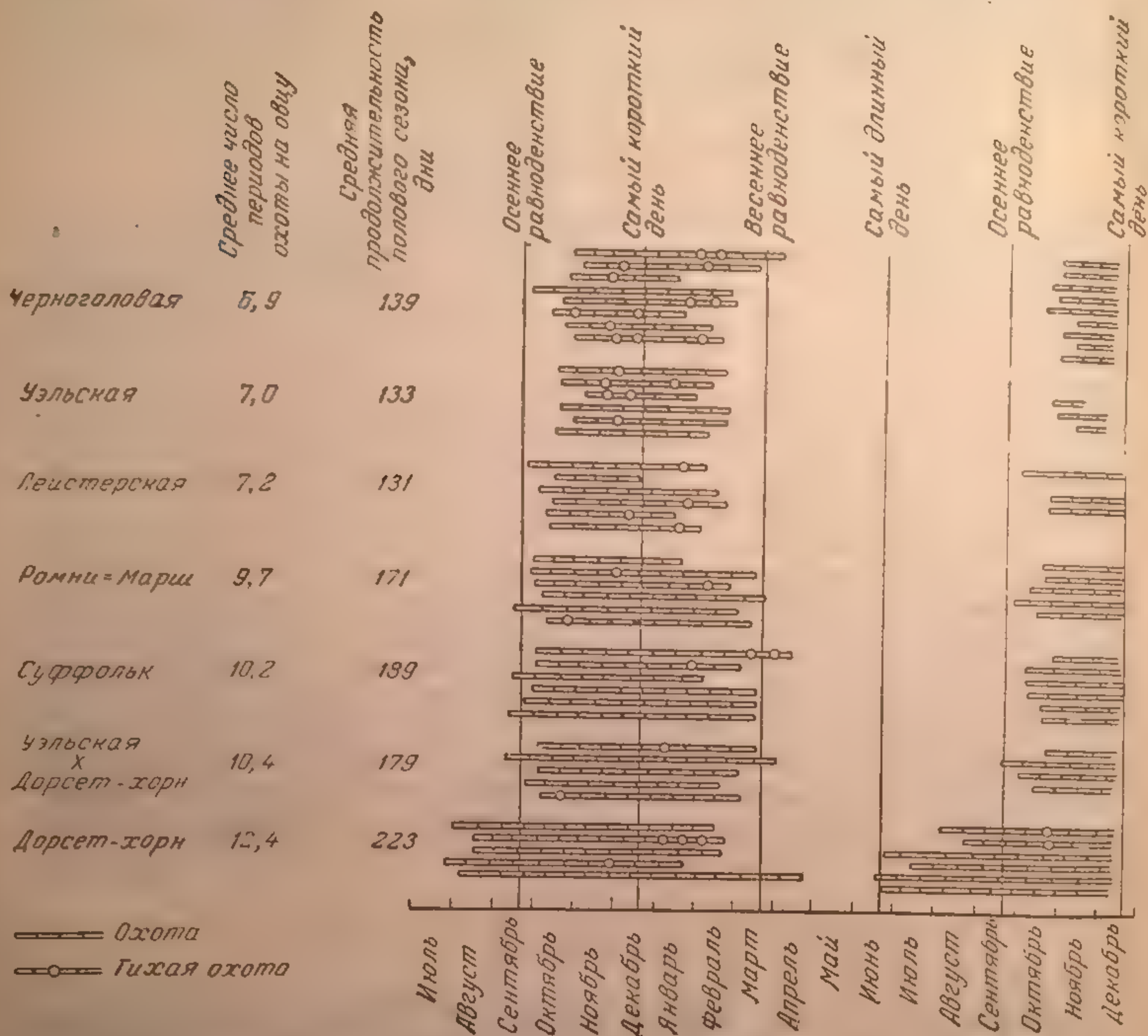


Рис. 172. Сезонное ограничение периода размножения у британских пород овец (по Х а ф е ц у, 1952).

Эякулят барана (~ 1 мл) отличается большой густотой и незначительно разбавлен секретом придаточных желез. Свежее семя сохраняет оплодотворяющую способность до 5 дней. При длительном хранении замороженного семени оплодотворяющая способность его падает и оплодотворяемость маток будет слишком низка.

Суягность длится в среднем 149 дней, с колебаниями от 145 до 153 дней, и у скороспелых мясных пород бывает несколько короче, чем у позднеспелых шерстных.

Из возраста первой случки, продолжительности суягности, срока племенного использования и числа ягнят в помете за один окот определяется интервал между поколениями, который составляет в среднем 4—5 лет. Для воспроизводства стада необходимо иметь 45—55% самок и 2—4% самцов.

вочной краской. Цвет ее у разных баранов различен и меняется по неделям. В конце каждой недели можно распознать «помеченных» ярок. При вольной случке один баран в зависимости от возраста может покрыть от 20 до 40 ярок, при классной — от 40 до 60 и при ручной — до 100 ярок. К началу случного сезона бараны должны быть доведены до хороших кондиций, кроме того, надо осмотреть их копыта и ноги. Вместо естественного спаривания в овцеводстве применяется также искусственное осеменение.

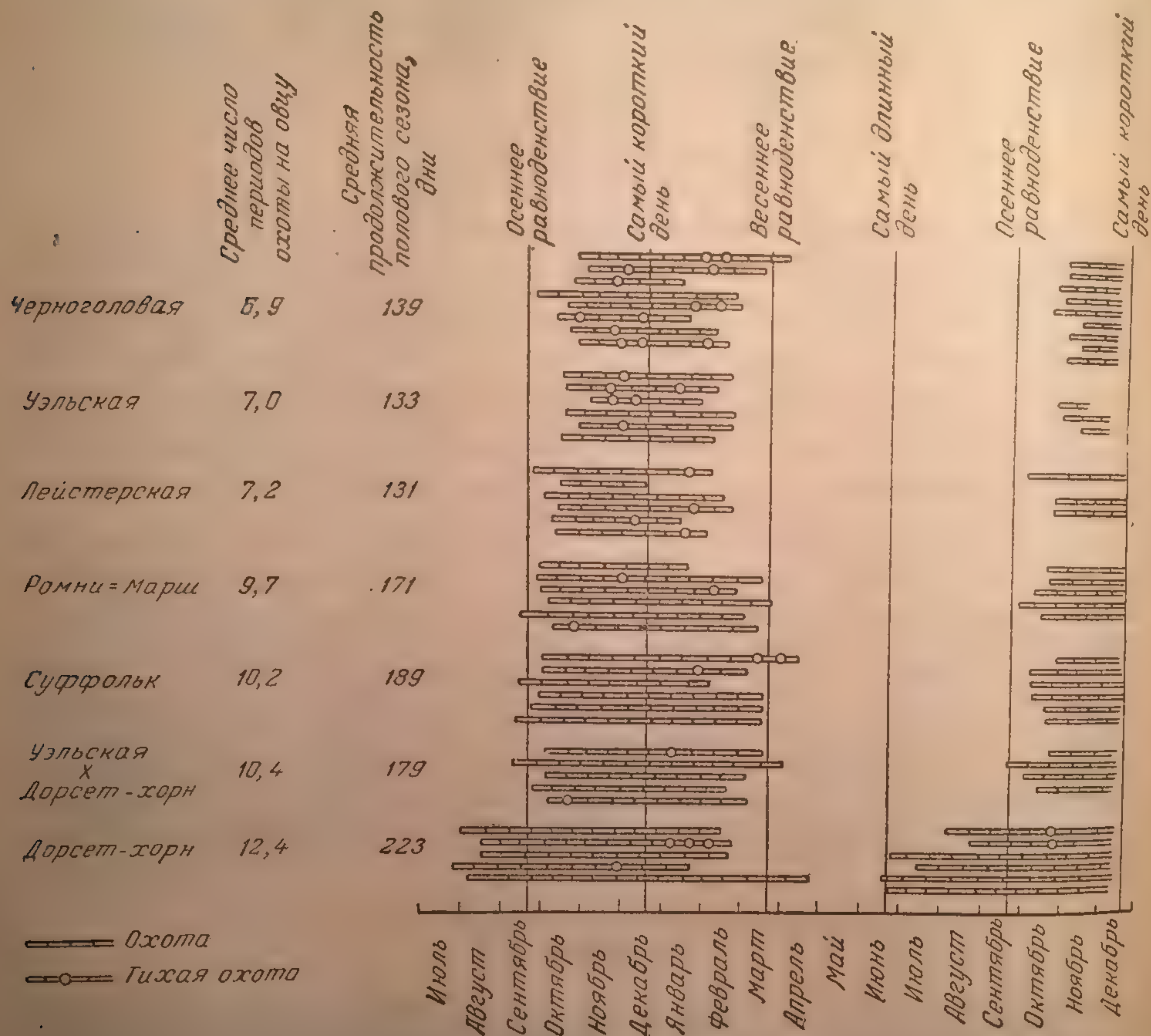


Рис. 172. Сезонное ограничение периода размножения у британских пород овец (по Хафцу, 1952).

Эякулят барана (~ 1 мл) отличается большой густотой и незначительно разбавлен секретом придаточных желез. Свежее семя сохраняет оплодотворяющую способность до 5 дней. При длительном хранении замороженного семени оплодотворяющая способность его падает и оплодотворяемость маток будет слишком низка.

Суягность длится в среднем 149 дней, с колебаниями от 145 до 153 дней, и у скороспелых мясных пород бывает несколько короче, чем у позднеспелых шерстных.

вочной краской. Цвет ее у разных баранов различен и меняется по неделям. В конце каждой недели можно распознать «помеченных» ярок. При вольной случке один баран в зависимости от возраста может покрыть от 20 до 40 ярок, при класной — от 40 до 60 и при ручной — до 100 ярок. К началу случного сезона бараны должны быть доведены до хороших кондиций, кроме того, надо осмотреть их копыта и ноги. Вместо естественного спаривания в овцеводстве применяется также искусственное осеменение.

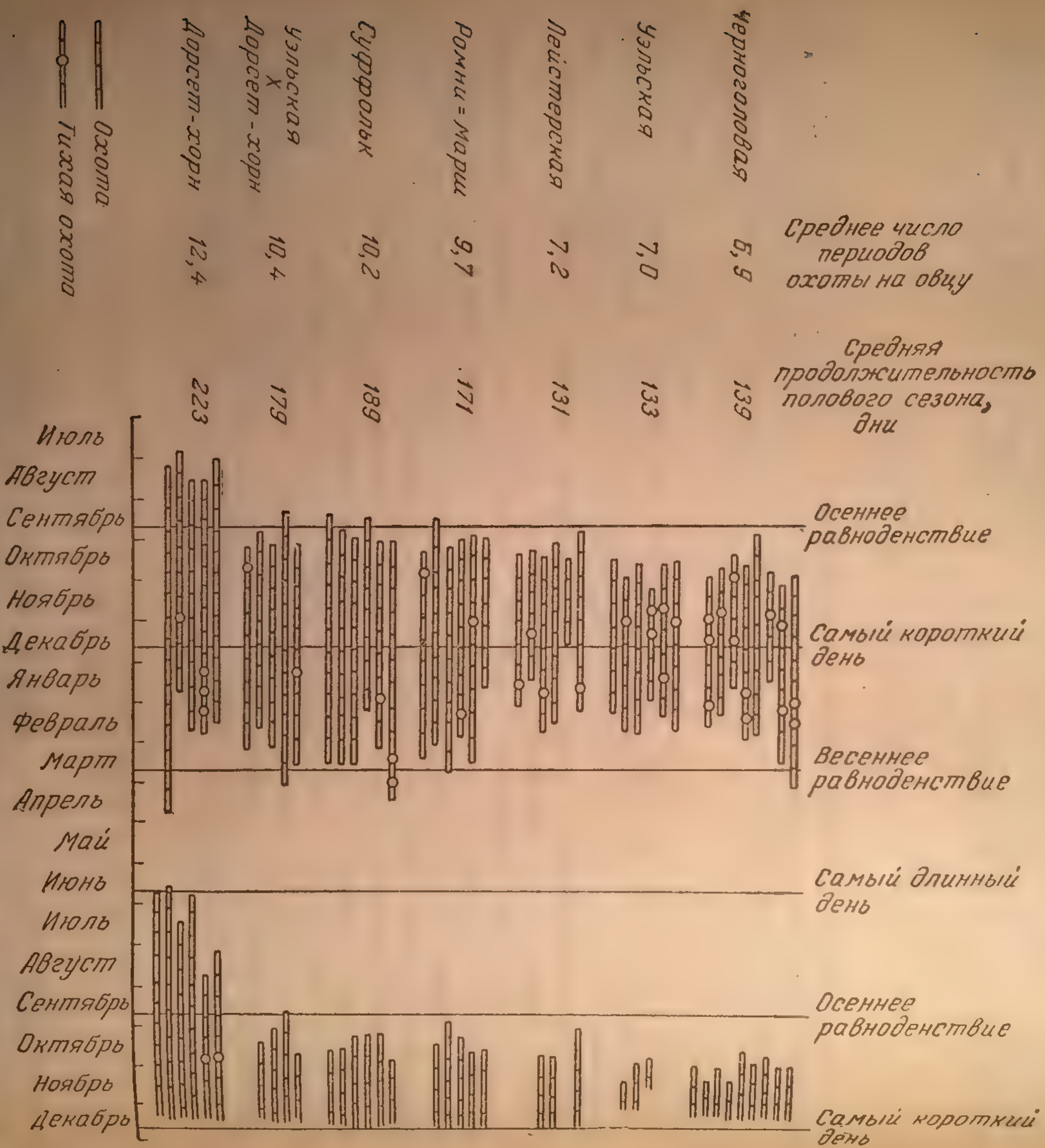


Рис. 172. Сезонное ограничение периода размножения у британских пород овец (по Хафену, 1952).

Заклут барана (~ 1 мл) отличается большей густотой и значительно разбавлен секретом придаточных желез. Свежее семя сохраняет оплодотворяющую способность до 5 дней. При длительном хранении замороженного семени оплодотворяющая способность его падает и оплодотворяемость маток будет слишком низка.

Выбор животных на племя

В связи с большими размерами маточных племенных стад отбор женских особей производится в основном по внешнему виду. В зависимости от назначения продуктивности эта субъективная оценка дополняется такими показателями, как вес руна, живой вес, учетная молочная продуктивность и число ягнят в помете. Более тщательная оценка качества шерсти возможна главным образом на баранах. Поэтому центр тяжести селекции перемещается больше на мужских особей. При одностороннем или комбинированном разведении на шерсть, мясо и молоко приходится учитывать много количественных и качественных признаков, которые коррелируют между собой в разном направлении, по-видимому, в особенности по отношению к женским особям, пользоваться индексом селекции. Для примера приведем уравнение индекса, предложенное Морли (1950) для австралийских мериносов:

$$I = 100 + 1,54X_1 - 1,26X_2 + 0,01X_3 - 0,75X_4 + 0,13X_5,$$

где X_1 — вес мытой шерсти в фунтах;

X_2 — длина штапеля в см;

X_3 — живой вес в фунтах;

X_4 — складчатость кожи в баллах;

X_5 — число завитков на единицу длины волокна (дюйм).

Успешное применение таких индексов зависит от удельного веса отдельных признаков в смысле их хозяйственной ценности и от стабильности генетических корреляций (Тернер, 1956).

Испытание по потомству имеет особо важное значение в мясном овцеводстве, так как убойные качества животных можно определить только таким путем и получить результаты довольно рано. В молочном овцеводстве результаты испытаний потомства получают слишком поздно, поэтому лучше вести отбор по продуктивности матерей и средней продуктивности полных сестер. Оценить количество и качество шерстной продукции в раннем возрасте можно на животных обоего пола. Такая оценка при относительно высокой наследуемости этих признаков дает хорошие результаты. Бартон (1951) установил, что наиболее высоко ценились на аукционах потомки баранов и маток породы ромни-марш, которых стригли один раз. В то же время от таких родителей поступило на аукцион и было зарегистрировано в племенной книге вдвое больше сыновей, чем можно было ожидать по процентному соотношению этого возрастного класса в разведении по линиям. Из этого обстоятельства можно сделать вывод о том, что в селекции появилось стремление к быстрой смене поколений, и о том, что от более молодых животных должны получать лучших потомков, но Бартон не дал этому никакого объяснения.

Способы разведения

В начале процесса породообразования широко применялся инбридинг с целью нивелировать гетерогенный материал и консолидировать его. Классическим примером применения инбридинга была работа Бэквелла с лейстерской овцой. По этому образцу создавались и совершенствовались многие породные типы, приспособленные к определенным условиям. С повысившейся гомозиготностью были вскрыты нежелательные задатки, что впоследствии использовалось при отборе. При выращивании баранчиков для продажи в товарные стада до сих пор используется инбридинг для усиления степени их влияния. Создание специальных инбредных линий для скрещивания и использование такой формы гетерозиса находится лишь в стадии изучения. Пределы и возможности этого метода еще не определены достаточно отчетливо. По имеющимся данным, явления инбридинг-депрессии (табл. 16)

Таблица 16

Влияние инбридинга на признаки физического развития и признаки продуктивности. Коэффициенты регрессии на 1% возрастания инбридинга (По Рею в «Advances in Genetics», том 8, Нью-Йорк, 1956)

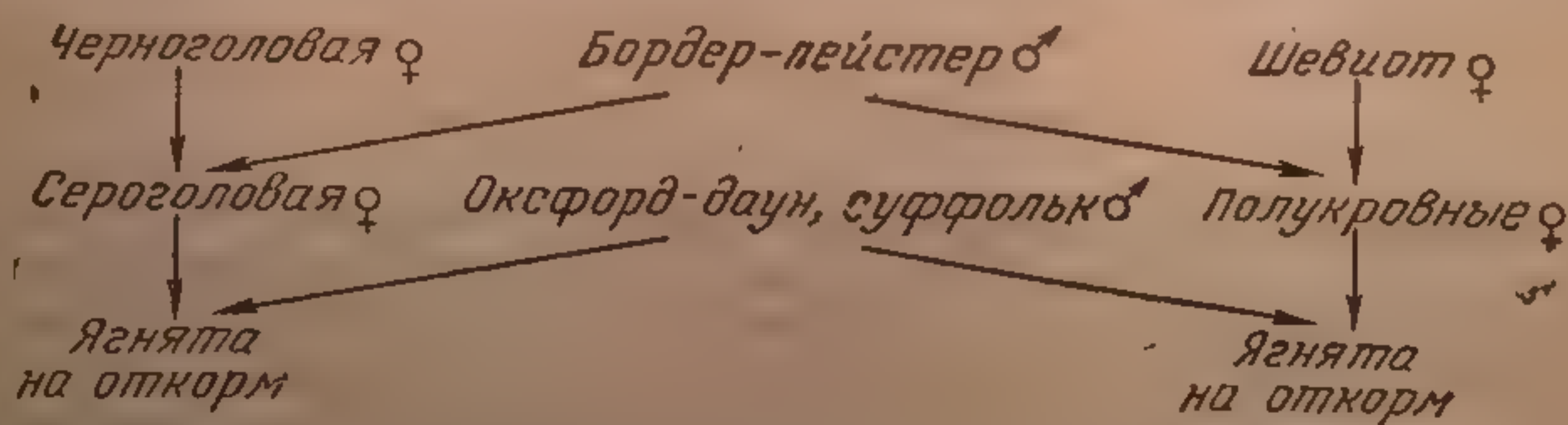
| Признак | Ягнята | Ярочки в возрасте 12 мес. | Баранчики в возрасте 12 мес. | Баранчики в возрасте 2 лет | Баранчики в возрасте 3 лет |
|--------------------------------------|--------|---------------------------|------------------------------|----------------------------|----------------------------|
| Живой вес, фунты | —0,375 | —0,278 | —0,556 | —0,519 | —0,660 |
| Длина штапеля, см | —0,003 | —0,009 | —0,003 | — | — |
| Тип телосложения, баллы ¹ | 0,011 | —0,011 | 0,010 | 0,009 | 0,006 |
| Кондиция | 0,009 | 0,007 | 0,006 | 0,006 | 0,007 |
| Оброслость головы | 0,006 | 0,003 | 0,006 | — | — |
| Складчатость | —0,009 | —0,003 | —0,004 | — | — |
| Вес грязной шерсти, фунты | — | —0,019 | —0,057 | —0,050 | —0,064 |
| Вес чистой шерсти, фунты | — | —0,011 | —0,020 | —0,020 | —0,023 |
| Степень инбридинга | | 0—39,1% | | 0,48% | |
| В среднем | | 4,54% | | 8,50% | |

¹ Тип и кондиции животных оценивались по баллам, причем самой высокой оценкой была 1, а самой низкой—5. Таким образом, положительный знак означает снижение качества при возрастании инбридинга.

на признаках физического развития сказываются сильнее, чем на признаках продуктивности.

С повышением степени инбридинга увеличивается отход животных. Качество шерсти, напротив, при достигнутой степени инбридинга осталось практически неизменным.

Скрещивание применяется как для выведения новых пород, приспособленных к изменившимся хозяйственным условиям, так и для получения пользовательных животных. Опыт показывает, что потомство первого поколения занимает большей частью промежуточное положение между породами родителей. Скрещивание с мериносами приводит к отчетливому улучшению качества шерсти и увеличению ее количества, а скрещивание с английскими длинношерстными породами (оксфорд-даун и суффольк) повышает скороспелость и мясную продуктивность. Таким путем были получены австралийские породы полворс и камбек (см. том I, глава VI) и мясо-шерстные породы Средней Европы. Особое значение имеет промышленное скрещивание для производства мяса. В Шотландии для получения откормочных ягнят применяется двойное скрещивание по следующей схеме.



Выносливость, неприхотливость и обильномолочность высокогорных пород овец (шотландская черноголовая и шевкот) сочетают вначале со способностью к росту бордер-лейстерской породы, затем плодовитость и жизнеспособность помесных ярок F_1 со скороспелостью и убойными качествами равнинных пород и получают ягнят для производства мяса. В основу этой системы положен принцип: получать животных, приспособленных к местным усло-

виям и удовлетворяющих запросам рынка. Последнее достигается с помощью скрещивания.

Вопрос о том, следует ли разведению мясных или мясо-шерстных овец предпочесть промышленное скрещивание для получения откормочных ягнят, надо решать в каждом отдельном случае в зависимости от хозяйственных условий и направления местного овцеводства. Скрещивание выгодно лишь мясных ягнят. С какими породами пушно проводить промышленное скрещивание, чтобы получить такой эффект с большой экономической выгодой, невозможно. Вначале для скрещивания подбирают материнскую породу по плодовитости, молочности и жизнеспособности, а затем производителей из той породы, которая обладает хорошей способностью к росту и скороспелостью.

IV. Разведение коз

Коза обладает еще большей по сравнению с овцой способностью приспосабливаться к самым различным условиям климата, кормления и содержания. Всего в мире насчитывается лишь около 200 млн. голов коз, причем половина из них приходится на Азию. В умеренной полосе, в особенности в Центральной и Западной Европе, интенсификация сельского хозяйства и более высокие заработки занятых в промышленности рабочих привели к значительному сокращению поголовья коз. Там, где кормов хватает и для крупного рогатого скота и для овец, козам трудно конкурировать с ними. Благодаря своей природной ловкости козы могут хорошо использовать горные пастбища.

Разводят их в основном ради молочной продукции; используются также мясо и шкура. Особое направление получило разведение ангорских и кашмирских коз для получения пуха и особо мягкого подшерстка, который служит сырьем для перерабатывающей промышленности.

Коза дает около 400—800 кг молока за 300—365 дней лактации с содержанием жира от 3,5 до 4%. Рекордные надои бывают в 2—3 раза больше. Величина удоя сильно колеблется в зависимости от возраста, веса, кормления и содержания, однако средние весовые показатели надоя примерно в 8—15 раз превышают живой вес животного. Это преимущество по сравнению с коровой, продуктивность которой лишь в 5—8 раз превышает ее живой вес, объясняется исключительной способностью козы поедать корм. Она поедает в сутки 6—10% от своего живого веса сухого вещества корма, в то время как молочная корова может поедать корм лишь в размере 2,5—3% от своего живого веса. Интенсивный обмен обуславливает очень чуткую реакцию козы на внешние условия и однообразное кормление. Козы, которых ежедневно выгоняют по утрам на далеко расположенные пастбища и вечером пригоняют обратно, имеют поэтому удои значительно ниже, чем те, которых содержат в помещениях или пасут на близких пастбищах. В то же время коза может продуцировать в таких условиях, которые ни для крупного скота, ни для овец неприемлемы.

Мясо является скорее побочным продуктом, который получают главным образом за счет козлят, выращенных сверх потребной для воспроизводства стада нормы, их забивают за несколько недель до отъема. Поэтому при отборе на племя мясная продуктивность учитывается в Европе только по плодовитости. Шкурки и мягкий подшерсток кашмирских овец являются также побочными продуктами, и качество их при отборе специально не оценивается. В отношении ангорских коз все обстоит иначе. Здесь идет отбор по весу пуха. Природные условия высокогорных сухих районов Малой Азии и скудный травостой ограничивают размеры животных и продукцию пуха. В районах с небольшим количеством осадков качество пуха выше.

Плодовитость и соотношение полов

Интервал между окотами и количество приплода не только связаны с молочной и мясной продуктивностью, но и определяют интенсивность селекции. Коза относится к диэстричным животным. В наших широтах охота у козы наступает в период с октября по декабрь; в более слабой степени она наблюдается и весной, но в это время козлы нередко бывают не активны. В Средней Европе случной сезон в основном приходится на позднюю осень (табл. 17), а время окота при средней продолжительности беременности 154 дня — на весну. Такое строгое ограничение по времени случного сезона приводит к тому, что выбранные на племя молодые самки должны покрываться той же осенью в возрасте 6—8 месяцев. В противном случае покрытие надо отложить до 1½ лет. Эти так называемые сезонные козы хотя и хорошо развиваются физически, однако содержание их обходится слишком дорого.

Таблица 17

Частота покрытий по месяцам в племенном козоводстве Швейцарии

| Месяц | Покрыто | |
|-----------------------|---------|-------|
| | голов | в % |
| Январь | 23 | 0,71 |
| Февраль | 5 | 0,15 |
| Март | 2 | 0,06 |
| Апрель—июнь | 0 | — |
| Июль | 1 | 0,03 |
| Август | 18 | 0,56 |
| Сентябрь | 202 | 6,25 |
| Октябрь | 1418 | 43,87 |
| Ноябрь | 1284 | 39,73 |
| Декабрь | 279 | 8,63 |
| | | 83,6% |

Величина помета довольно сильно колеблется в зависимости от породы и содержания. В племенных стадах зааненские и тоггенбургские козы приносят в среднем 1,5—1,8 детеныша. Соотношение между одинами, двойнями и тройнями составляет в среднем 30 : 58 : 11, и в 1% случаев в помете бывает больше трех козлят. Отношение одноплодных окотов к многоплодным составляет 70 : 30 у маток 12-месячного возраста, у более взрослых маток оно меняется — 30 : 70.

Отличительной особенностью козоводства является частый сдвиг в соотношении полов и довольно большой процент гермафродитов. Выборочное исследование, проведенное в животноводческих союзах по разведению зааненских, тоггенбургских и швейцарских коз (Б ю ч и, 1957) дало следующие результаты в отношении соотношения полов (%):

| | Самцы | Самки | Гермафродиты |
|---------------------------------|-------|-------|--------------|
| Зааненские козы комолые | 56,3 | 35,3 | 8,4 |
| Тоггенбургские комолые | 58,4 | 38,6 | 6,5 |
| Швейцарские, рогатые | 51,4 | 48,5 | 0,1 |

Достоверные различия в отклонениях вторичного соотношения полов между породами и потомством отдельных козлов свидетельствуют о их генетической обусловленности, особенно потому, что величина помета, время случки, возраст матери и очередность окота на эти сдвиги не влияют. Анатомические исследования показали тот же сдвиг в соотношении полов у гермафродитов и у плодов на самой ранней стадии дифференцировки пола. Причиной сдвига в соотношении полов является, очевидно, раннее отмирание женских зародышей. Идет ли здесь речь о связанном с полом рецессивном

летальном факторе, до сих пор еще не выяснено. Есть основания предполагать, что независимо от этого интерсексуальность обусловлена рецессивным фактором, сцепленным с фактором комолости.

В ы б о р ж и в о т н ы х н а п л е м я

Так как молочная продуктивность является основной продуктивностью козы, то при отборе на племя и подборе родительских пар в козоводстве можно руководствоваться теми же принципами, что и в молочном скотоводстве. Для совершенствования животных необходимы испытания молочной продуктивности, так как только этим путем при соответствующих условиях кормления и содержания можно выявить ценных в племенном отношении особей. Ограничивающим фактором возможного повышения продуктивности коз являются трудные условия кормления и содержания. Это обстоятельство, а также интенсивный обмен веществ у молочных коз требуют, чтобы при отборе на племя достаточно внимания уделялось телосложению и конституции. Чтобы вынести такие высокие нагрузки, животные, отбираемые на племя, должны обладать широким, глубоким и вместительным туловищем, здоровыми, сухими и крепкими конечностями и хорошо выраженными первичными и вторичными половыми признаками. Последнему обстоятельству надо уделять особое внимание, чтобы воспрепятствовать более частому появлению гермафродитов и бесплодных вследствие аномалий семенников (недоразвитость и атрофия семенников, застой семени) производителей. Поэтому при отборе и одобрении производителей необходимо тщательно исследовать у них развитие и функционирование половых органов. Однако носителей рецессивных летальных факторов и факторов бесплодия, которые, особенно у комолых пород, приводят к нежелательным сдвигам в соотношении полов и к появлению гермафродитов, по внешнему виду отличить невозможно. Так как для содержания в помещениях и в домашних условиях более пригодны комолые животные, необходимо принять меры для ограничения распространения упомянутых задатков. Все записи в племенных книгах должны



Рис. 173. Гермафродитизм у коз:

слева — сильно развитый мужской гермафродит, возраст 32 дня; 1
справа — сильно развитый женский гермафродит, возраст 53 дня.

быть подробными и точными, чтобы животные, имеющие в родословной или в приплоде гермафродитов, могли быть своевременно выбракованы. Кроме этого, есть еще другой способ борьбы с этими нежелательными задатками, который заключается в скрещивании с рогатыми породами. Этот способ очень эффективен, но тогда в первом поколении появляется много рогатых животных. При разведении чистых комолых пород по этому пути можно идти лишь в том случае, когда первый способ окажется неудовлетворительным.

V. Разведение свиней

Диплом инж.-агр. Ц. Гертвиг

Доля свинины в общем потреблении мяса составляет в европейских странах, США и Канаде около 30—60% и в странах Южной Америки — около 5—10%. В странах, названных первыми, свинья является основным производителем мяса. Мировое производство свинины распространяется в основном на Европу, восточную часть США, восточное побережье Южной Америки и Китай.

Значение свиньи как производителя мяса этим не исчерпывается. Она может потреблять отходы молочного производства, побочные продукты производства растительных и животных жиров, пищевые и боенские отходы и не реализованные на рынке продукты земледелия (картофель).

По сравнению с другими домашними животными свинья обладает некоторыми особенностями, которые безусловно отличают ее в смысле хозяйственной и племенной ценности (табл. 18).

Таблица 18

Сравнение некоторых особенностей свиньи и других видов домашних животных

| | Приплод на одну матку в год, голов | Кратность увеличения веса при рождении | Убойный выход, % | Расход корма на 1 кг привеса, корм. ед. |
|----------------------|------------------------------------|--|------------------|---|
| | | к 6-месячному возрасту | | |
| Свинья | 15 | 60—70 раз | 70—85 | 3,0—4,5 (откорм) |
| Крупный рогатый скот | 1 | 3—4 раза | 45—60 | 2,5—3,0 (телята) |
| Овца | 1—2 | 16 раз | 38—50 | 7,5—8,0 (молодняк 12—24 мес.) |
| Коза | 1—2 | 10 » | 40—45 | |

По плодовитости, скороспелости, убойному выходу и оплате корма свинья при соответствующем содержании и кормлении превосходит всех прочих домашних животных. Эти ценные с хозяйственной точки зрения особенности необходимо использовать путем правильного планирования свиноводства.

Цели разведения

Здесь мы ограничимся в основном обсуждением признаков продуктивности свиней, не останавливаясь на проблемах разведения по масти, форме головы, длине или величине ушей и волосяному покрову, так как эти признаки не имеют хозяйственного значения.

Задача племенного и товарного свиноводства заключается в том, чтобы давать как можно более дешевую продукцию, отвечающую запросам потребителя.

В рамках нашего изложения мы рассмотрим более детально следующие признаки продуктивности свиней:

- 1) убойные качества;
- 2) плодовитость;

- 3) оплата корма;
- 4) привесы;
- 5) конституция (здоровье).

Убойные качества определяются требованиями рынка; все остальные признаки при целесообразно ведущемся разведении могут удешевить стоимость продукции.

Убойные качества

Ненадежность оценки по экстерьеру

Необходимой предпосылкой при отборе животных на племя должна быть правильная оценка тех признаков, которые подлежат улучшению. Плодовитость, материнские качества и конституцию можно довольно точно определить на живом животном. То же относится к привесам и к оплате корма. Напротив, убойные качества при оценке экстерьера не могут быть определены с надлежащей точностью. Толщина, распределение и плотность спинного сала, толщина брюшного сала, количество мяса, его цвет и качество невозможно определить и оценить на живом животном. Правда, некоторые методы, с помощью которых определяется толщина сала (рентгеноскопия, измерение с помощью особых приборов и ультразвука), обладают известной надежностью. Однако их нельзя непосредственно применять на практике отчасти из-за неудобства использования, отчасти потому, что они требуют стандартных условий внешней среды для того, чтобы животных можно было сравнивать между собой. Длину туловища, размер лопатки и форму окороков можно непосредственно определить на живом животном. Практика, однако, показывает, что именно эта оценка, если мы имеем дело с выравненной породой, отличается большой ненадежностью. Клаузен (Дания) на опыте с 399 свиньями показал ненадежность оценки убойных качеств по экстерьеру. Следовательно, от оценки экстерьера как вспомогательного средства для определения убойных качеств мы должны принципиально отказаться. Поэтому мы вынуждены оценивать эти качества на тушах забитых животных.

Соотношение цен на различные части туши

Потребительские цены на отдельные части туши в известной степени определяют цель разведения. Европейская зоотехническая федерация опубликовала по случаю съезда в Сиенне (1953) сводку этих цен. В Западной Европе наиболее высоко ценятся корейка и окорок, более низко — сало, конечности и голова.

Поэтому в Западной Европе стремятся разводить мясных свиней с большим округлым окороком, хорошо выполненной спиной, маленькой головой, тонкими ногами и возможно меньшей толщиной спинного сала. Эта общая цель разведения изменяется в соответствии с направлением производства (мясное, беконное и др.). При этом не должно нарушаться гармоническое соотношение между оплатой корма, привесом и конституцией (здоровьем). Требования рынка никогда не могут быть удовлетворены полностью, так как здесь они наталкиваются на преграды физиологического порядка. В странах, где высоко ценится свиное сало, трудности разведения значительно меньше.

Живой вес при забое

При определении цели разведения надо вначале установить конечный вес при откорме. Он определяется требованиями рынка к качеству мяса, соотношением жира и мяса и экономическими соображениями (издержками производства в расчете на одного поросенка и оплатой корма).

Требуемое потребителем качество (зрелость) мяса тесно связано с химическим составом привесов. Клаузен и сотр. установили на датских ландрасах, что содержание воды, так же как и общее содержание сырого протеина, с увеличением веса падает; содержание жира и общая питательность (калорийность), напротив, повышаются. На рисунке 174 показан суточный привес мяса и жира после анатомического разделения их на тушах датского ландраса (по Клаузену и сотр.).

При живом весе 30 кг суточный привес мяса равен приблизительно 175 г, после чего кривая идет вверх, достигает высшей точки при живом весе 70—80 кг, а затем медленно снижается. Продукция жира, наоборот, вначале

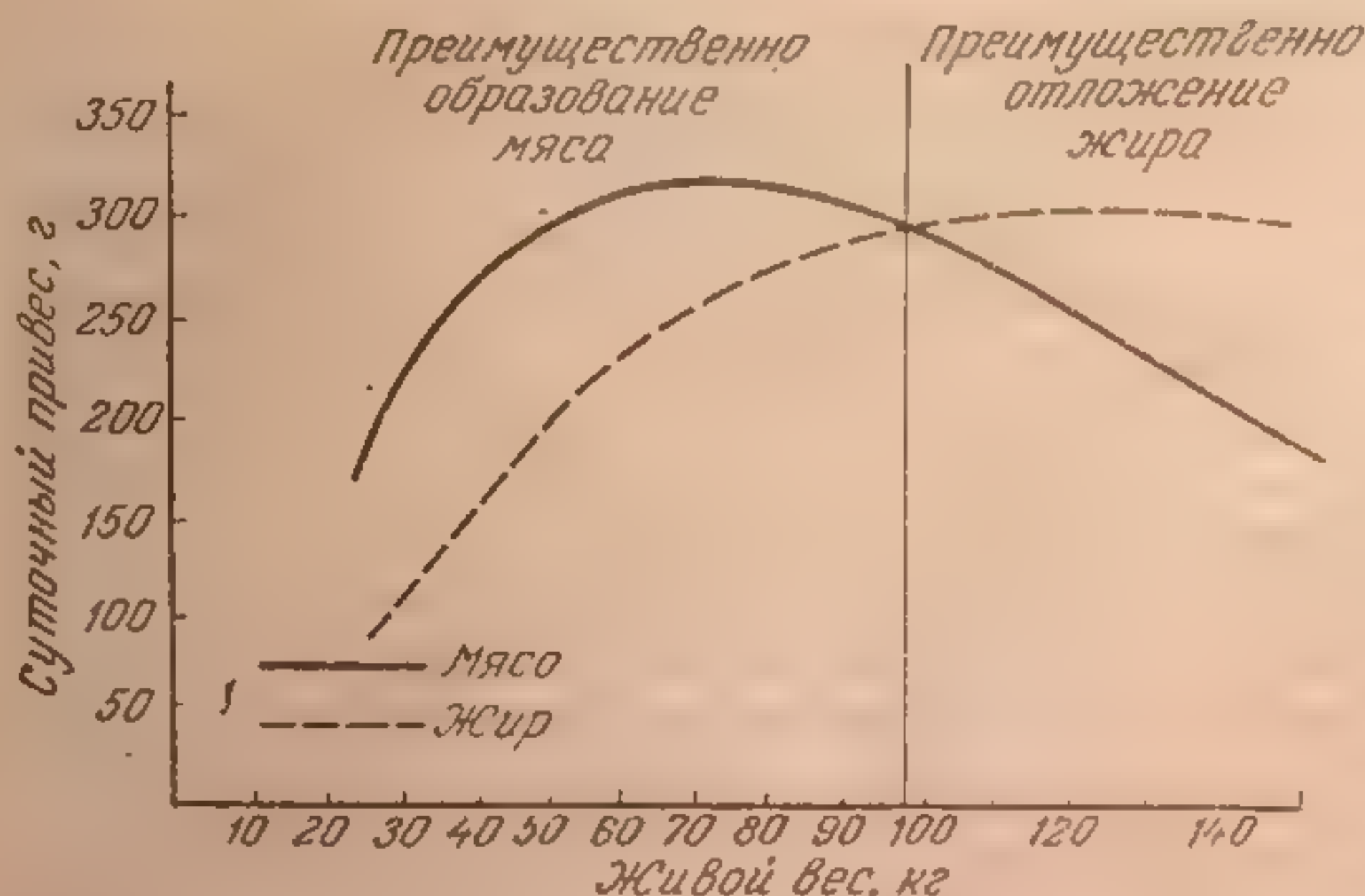


Рис. 174. Продукция мяса и жира, суточный привес в период роста.

относительно невысока, впоследствии все более возрастает. Из этих данных можно сделать определенное заключение о соотношении жира и мяса у датского ландраса и в связи с этим об оптимальном живом весе при забое. Для разных пород эти кривые будут, по-видимому, различными. Поэтому при планировании цели разведения такие исследования безусловно очень ценны.

Чтобы вычислить расход корма на 1 кг живого веса, на 1 кг убой-

ного веса и на каждые 1000 произведенных калорий, нужно сначала знать, какое количество корма требуется одному поросенку до отъема, так как продукция мяса и сала должна покрыть не только расходы на корм за период от отъема до убоя, но и расходы на корм матери во время супоросности и подсоса и расходы на кормовые добавки для поросят.

На основе упомянутых датских исследований были сделаны следующие расчеты. Чтобы получить поросенка со средним живым весом 20 кг, требуется примерно 100 корм. ед. Если же учитывать и тот корм, который расходуется после достижения животным веса 20 кг, то общий расход корма на 1 кг привеса, 1 кг убойного веса, 1000 кал. общего количества энергии в туше и на 1000 кал. энергии съедобных частей туши, можно вычислить, как показано в таблице 19.

Животное с живым весом при забое 30 кг должно покрыть общие расходы на 129,3 корм. ед., что составит 4,31 корм. ед. на каждый килограмм привеса. Если же свинья забивается в весе 70 кг, то тогда должны быть покрыты расходы на 262,5 корм. ед., следовательно, 3,75 корм. ед. на каждый килограмм привеса. Вначале поэтому выгоднее забивать свиней с большим весом, так как 100 корм. ед. для получения поросенка распределяются на более высокий конечный вес. После живого веса 70 кг расход корма на 1 кг привеса снова повышается, вследствие того, что здесь начинает преобладать продукция жира. Тот же расчет для продукции 1 кг убойного веса показывает, что расход корма с увеличением веса вначале уменьшается, а затем, когда свинья достигает живого веса 90 кг, снова повышается. Если рассчитывать расход корма на 1 кг не живого, а убойного веса, то самый мелкий расход окажется при более высоком живом весе. Это объясняется повышением убойного выхода при возрастании веса свиней.

Оплата корма в расчете на 1000 кал. с увеличением живого веса улучшается во всяком случае до веса 150 кг. Если речь идет только о производстве калорий, то лучше всего забивать свиней с большим весом.

Таблица 19

Расход корма на 1 кг живого и убойного веса и на каждые 1000 кал. общего количества энергии в туше и съедобных частях туши при забое свиней с различным живым весом

(По Н. Есперсену и Х. Клаузену, *Svineavl og Svinehold*, Copenhagen, 1950)

| Живой вес при забое, кг | Кормовых единиц | | | | Убойный вес, кг | Кормовых единиц | | |
|-------------------------|-----------------|-------------|-------|-----------------|-----------------|-----------------------|---|--|
| | до 20 кг | после 20 кг | всего | на 1 кг привеса | | на 1 кг убойного веса | на 1000 кал. общего количества энергии в туше | на 1000 кал. энергии в съедобных частях туши |
| 30 | 100 | 29,3 | 129,3 | 4,31 | 21,3 | 6,37 | 1,83 | — |
| 40 | 100 | 60,0 | 160,0 | 4,0 | 27,5 | 5,82 | 1,54 | — |
| 50 | 100 | 92,3 | 192,3 | 3,85 | 34,7 | 5,54 | 1,36 | 1,49 |
| 60 | 100 | 126,4 | 226,4 | 3,77 | 42,2 | 5,36 | 1,25 | 1,35 |
| 70 | 100 | 162,5 | 262,5 | 3,75 | 49,9 | 5,26 | 1,17 | 1,26 |
| 80 | 100 | 200,8 | 300,8 | 3,76 | 57,7 | 5,21 | 1,11 | 1,20 |
| 90 | 100 | 241,5 | 341,5 | 3,79 | 65,7 | 5,20 | 1,07 | 1,15 |
| 100 | 100 | 284,8 | 384,8 | 3,85 | 73,8 | 5,21 | 1,04 | 1,11 |
| 110 | 100 | 330,9 | 430,9 | 3,92 | 82,2 | 5,24 | 1,02 | 1,08 |
| 120 | 100 | 380,0 | 480,0 | 4,00 | 90,6 | 5,30 | 1,00 | 1,07 |
| 130 | 100 | 432,3 | 532,3 | 4,09 | 99,2 | 5,37 | 1,00 | 1,05 |
| 140 | 100 | 488,0 | 588,0 | 4,20 | 108,1 | 5,44 | 0,99 | 1,05 |
| 150 | 100 | 547,4 | 647,4 | 4,32 | 117,0 | 5,53 | 0,99 | 1,05 |

Все эти соображения относятся к датским ландрасам и датским условиям. Затратить 100 корм. ед. на выращивание поросенка весом в 20 кг в Дании считается выгодным; возможно, что в других странах с менее благоприятными условиями (меньшие пометы) надо рассчитывать на больший расход (130—150 корм. ед.). В этом случае меньше всего кормовых единиц потребовалось бы на производство тяжелых свиней, а селекция должна бы вестись по весу 100—110 кг при забое.

Дополнение этих расчетов издержками производства не изменило бы существенно их результата.

Соотношения между частями туши (фенотипические и генетические корреляции)

Изменение в результате селекции одного признака влечет за собой в большинстве случаев изменение и других признаков. В связи с этим прежде чем принять решение об изменении цели разведения, необходимо провести много исследований. Прежде чем перейти к обсуждению корреляций между отдельными признаками, остановимся вкратце на различиях в убойных качествах, обусловленных полом.

Различия между самцами и самками

Клаузен (1954), Иоганссон и Коркман (1950), Фредин (1953), Кинг (1957), Джонсон (1958) и др. показали, что у кастрированных самцов при одинаковых условиях выращивания образуются больше жира, чем у самок. Это можно определить по толщине спинного сала и площади поперечного сечения длиннейшего мускула спины (*M. longissimus dorsi*). Самки должны иметь более длинное туловище и более высокий процент бекона (Джонсон, 1958). Различия в толщине спинного сала между самками и кастрированными самцами приведены в таблице 20.

Различия в толщине спинного сала (см) между самками
и кастрированными самцами

| | Разница между самцами и самками | | | |
|--------------------------|---------------------------------|----------------|----------------------------|-----------|
| | над лопаткой | середина спины | пояснично-крестцовая часть | в среднем |
| Фредин (1953) | +0,28 | +0,30 | +0,28 | +0,25 |
| Кинг (1957) | +0,29 | +0,30 | +0,35 | |
| Джонсон (1958) | | | | |

Корреляции между показателями убойных качеств

Длина туловища сама по себе не является критерием для суждения о мясных качествах. Она может иметь значение лишь в сочетании с такими признаками, как толщина спинного сала, величина и форма окороков, площадь поперечного сечения длиннейшего мускула спины и убойный вес. На технике и методах измерения длины туловища мы не будем останавливаться.

Длина туловища отрицательно коррелирует с толщиной спинного сала, а следовательно, и до известной степени с выходом мясной продукции. Чем длиннее свинья, тем тоньше будет слой спинного сала; это установлено в исследованиях многих авторов (Клаузен, 1938; Иоганссон и Коркман, 1950; Фредин и Джонсон, 1957, и др.). Правда, вычисленные коэффициенты корреляции довольно различны, что объясняется, по-видимому, выравниваемостью исследуемого материала и его пригодностью для статистической обработки. По Кингу и Фредину, наиболее тесные фенотипические и генетические корреляции существуют между длиной туловища и толщиной сала на середине спины. Генетически обусловленные корреляции между толщиной спинного сала и длиной туловища, по сведениям большинства авторов, выше, чем фенотипические. Фредин и Джонсон нашли у кастрированных самцов породы датский ландрас (при испытаниях на способность к откорму и убойные качества в условиях индивидуального кормления) более высокую, чем у самок, фенотипическую и генетически обусловленную корреляцию между этими показателями.

Дальнейшая связь существует, по Клаузену, между длиной туловища, толщиной спинного сала и убойным выходом в том смысле, что при одинаковом живом весе у свиней с более коротким туловищем убойный выход выше, чем у животных с более длинным туловищем и более тонким слоем сала на спине, в чем можно убедиться на следующих данных.

Отходы при забое у свиней с одинаковым живым весом (91 кг),
но с различной длиной туловища и толщиной спинного сала

| | | | | | | |
|-------------------------------------|-------|-------|-------|-------|-------|--------|
| Длина туловища, см | 83—85 | 86—88 | 89—91 | 92—94 | 95—97 | 98—100 |
| Отход при забое, % | 26,4 | 26,7 | 27,0 | 27,3 | 27,6 | 27,9 |
| Толщина спинного сала, см | 3,9 | 3,7 | 3,6 | 3,5 | 3,4 | 3,2 |

Длина туловища и величина окорока также отрицательно, хотя и незначительно, коррелируют между собой (Иоганссон и Коркман, 1950; Фредин, 1953; Клаузен, 1953). Клаузен связывает эту корреляцию с убойным весом, благодаря чему связь между длиной туловища и величиной окорока становится яснее. Клаузен нашел здесь следующие уравнения регрессии:

$$\begin{aligned} \text{для женских особей: } y &= 14,747 + 0,176V - 0,134C; \\ \text{для мужских особей: } y &= 14,13 + 0,179V - 0,149C, \end{aligned}$$

где y — количество баллов за форму и величину окорока;
 V — убойный вес;
 C — длина туловища.

По Фредину (1953) и Кингу (1957), между длиной и площадью поперечного сечения длиннейшего мускула спины существует довольно незначительная фенотипическая корреляция. Те же авторы нашли для этих признаков отрицательные коэффициенты генетической корреляции — 0,17 (—0,16). С удлинением туловища площадь поперечного сечения длиннейшего мускула спины у потомства уменьшается. Вычисленные коэффициенты корреляции, однако, довольно невелики.

Далее, по Фредину и Джонсону (1957), отрицательная корреляция существует между длиной туловища и оплатой корма. Чем длиннее животные, тем лучше они оплачивают корм.

С увеличением длины туловища при одинаковых условиях окружающей среды плотность спинного сала уменьшается. Выше уже указывалось на довольно слабую фенотипическую и генетическую корреляции между длиной туловища и площадью поперечного сечения длиннейшего мускула спины. Кинг (1957) нашел у крупной белой породы довольно высокую положительную генетическую корреляцию между шириной лопатки и величиной площади поперечного сечения длиннейшего мускула спины ($V_{gen} = 0,69$). Действительно ли это и по отношению к другим породам и другим условиям среды, неизвестно.

Исследованиями подтвердилось наличие довольно высокой фенотипической корреляции, которую Фредин (1955) нашел у помесных свиней между площадью поперечного сечения длиннейшего мускула спины и долей мяса в окороках. Он же (1953) нашел на другом материале невысокую фенотипическую и генетическую корреляции между площадью поперечного сечения длиннейшего мускула спины и долей всего окорока (мясо и жир.) На основании всех этих данных можно сделать вывод, что толщина спинного сала имеет довольно высокую отрицательную корреляцию с мясностью. Для примера приведем вычисленные Джонсоном (1958) коэффициенты корреляции между этими показателями. У датских ландрасов фенотипическая корреляция между средней толщиной спинного сала и субъективно оцененной мясностью на полутуше составила $r = -0,731$, а генетическая $r = -0,811$. Если же мясность оценивалась не по полутуше, а по поперечному сечению полутуши на уровне последнего ребра, то обе корреляции будут еще выше ($r_{ph} = -0,772$; $r_{gen} = -0,916$).

При более легкой лопатке вес головы должен также уменьшаться. Это соотношение надо учитывать там, где голова, как мало используемая часть туши, должна быть возможно меньшей.

Чтобы руководить разведением животных, необходимо периодически вычислять корреляции между отдельными частями туловища. Эти корреляции дают отправные точки для селекции.

Наследуемость различных убойных качеств

Отбор по признакам с высокой наследуемостью более надежен, и результаты его сказываются скорее, чем в том случае, когда мы имеем дело с признаками, обладающими невысокой наследуемостью. Поэтому при отборе по убойным качествам следовало бы ориентироваться на признаки с высокой наследуемостью, если они имеют хозяйственное значение. Коэффициенты наследуемости некоторых признаков приведены в таблице 21.

Широта колебаний этих показателей объясняется отчасти различными методами определения наследуемости, применяемыми разными авторами, и отчасти тем, насколько выравненным был исследуемый материал и условия внешней среды, в которых находились животные. Различия в условиях внешней среды могут определяться различными методами кормления (груп-

повое или индивидуальное), видом корма, интенсивностью и техникой кормления и содержанием животных.

Таблица 21

Наследуемость (h^2) некоторых показателей убойных качеств

| | h^2 | Наибольшая и наименьшая величина | Число данных | Автор |
|---|-------|----------------------------------|--------------|--------------------------------|
| Длина туловища | 0,51 | (0,81—0,22) | 21 | Цитируется по Лаупрехту (1955) |
| Толщина спинного сала | 0,44 | (0,80—0,12) | 24 | |
| Форма окороков | 0,69 | (0,46—1,0) | 3 | |
| Доля окороков в туше | 0,60 | (0,51—0,65) | 3 | |
| Площадь длиннейшего мускула спины | 0,29 | — | 1 | Кинг (1957) |
| Мясность (на поперечном разрезе по последнему ребру, субъективная оценка) | 0,70 | — | 1 | Джонсон (1958) |

Привес и оплата корма

Наиболее выгодно с экономической точки зрения выращивать таких свиней, которые при минимальном расходе корма быстрее всего растут. Как показали опыты Мак-Микена и датских авторов, интенсивность кормления, суточный привес, оплата корма и убойные качества тесно связаны между собой. Между оплатой корма (расход корма на 1 кг привеса) и среднесуточным привесом существует довольно высокая корреляция. Фредин и Джонсон (1957) нашли для датских ландрасов, проходивших испытания по мясной продуктивности на контрольно-откормочных станциях (индивидуальное кормление), следующие коэффициенты корреляции между этими признаками.

| | Кастрированные самцы | Самки |
|---|----------------------|-------|
| Коэффициент фенотипической корреляции | 0,844 | 0,835 |
| Коэффициент генетической корреляции | 0,962 | 0,866 |

При одинаковых условиях окружающей среды (в особенности при одинаково интенсивном кормлении) лучшая оплата корма сопровождается повышением суточных привесов.

До определения суточных привесов и оплаты корма необходимо предварительно провести испытания мясной продуктивности и убойных качеств, причем группы потомков на испытаниях должны находиться в одинаковых условиях внешней среды. Кроме температуры и влажности воздуха, в свиарнике важную роль для сравнения племенных животных (например, хряков) играет однородный состав кормов и одинаковая интенсивность и техника кормления.

Показатели наследуемости (h^2) эффективности использования корма и суточных привесов, вычисленные различными авторами, довольно сильно варьируют.

Плодовитость и способность к выращиванию

Под плодовитостью подразумевают число поросят в помете при рождении. В понятие «способность к выращиванию» входит общий привес целого помета и привесы отдельных поросят, а также отход поросят в подсосный период.

Эти показатели в большой мере обусловлены внешней средой. Так, нерациональное кормление супоросной свиньи может сильно сказаться на величине помета и весе поросят при рождении. Недостаток или неправильный набор белков, минеральных веществ и витаминов вызывают атрофию плодов и снижают плодовитость маток. Недостаточное поступление питательных веществ во время супоросности препятствует естественному накоплению запасных веществ в организме, в особенности в последние 4 недели супоросности. Это приводит к слишком большим потерям веса в подсосный период и пониженной молочности. Причиной отхода поросят могут быть непригодные для их содержания помещения. Больше всего потерь при выращивании связано со смертью поросят в результате задавливания самой маткой. При высоком весе при рождении отход молодняка меньше; с другой стороны, в больших пометах рождаются более мелкие поросята, и отход их при выращивании больше.

Под способностью к выращиванию подразумевают и привесы поросят, энергия роста которых зависит не только от молочности свиноматки, но и обусловлена генетически.

Наследуемость плодовитости и способности к выращиванию, судя по проведенным до настоящего времени исследованиям (Лаупрехт, 1955), скорее невысокая. Поэтому перспективы селекции по этим двум признакам также невелики. Смысл испытаний животных по этим показателям заключается скорее в том, чтобы сознательно направить животноводов на поиски оптимальных условий окружающей среды.

Конституция

Конституцией мы называем наследственно обусловленную силу сопротивляемости организма неблагоприятным условиям внешней среды. Существующие ныне высокие требования к оплате корма и убойным качествам свиней, в особенности в странах Западной Европы, могли изменить их конституцию именно в том плане, что современная мясная свинья более четко реагирует на недостаточно благоприятные условия среды. В этой связи достаточно упомянуть о таких функциональных нарушениях и болезнях, как невысокая плодовитость, сибирская язва, мышечная атрофия и бронхопневмония. Поэтому перед животноводами стоит задача постоянно следить за конституцией свиней и правильно оценивать все изменения. Для получения свиньи мясного типа требуется, например, рацион с более высоким содержанием белка. Если увеличивается скорость роста, то в корме должно содержаться больше витаминов и минеральных веществ. Отложение более тонкого слоя сала на спине является, по-видимому, причиной повышенной чувствительности свиней к сквозняку, холоду и резким сменам температуры. Это обстоятельство следует учитывать при строительстве свинарников. Племенная работа и улучшение условий окружающей среды должны идти параллельно, иначе может возникнуть опасный разрыв между селекцией и продуктивностью свиноводства: лучшие племенные свиньи будут иметь в неблагоприятных условиях среды худшую продуктивность, чем менее ценные в племенном отношении.

Высокоразвитое свиноводство с испытаниями животных по мясной продуктивности требует улучшения условий кормления, содержания и ухода.

Мероприятия по разведению свиней

Племенное использование

При правильном кормлении и содержании первые признаки половой зрелости появляются у хряков в возрасте $2\frac{1}{2}$ — $3\frac{1}{2}$ месяцев. Как правило, хряки впервые идут в случку по достижении ими живого веса 100—120 кг,

или в возрасте 7—9 месяцев. При правильном кормлении и содержании хряк может использоваться в качестве производителя довольно долгое время. Однако часто животноводы бывают вынуждены удалять хряков из стада уже через 2—3 года, чтобы избежать близкородственного спаривания (отец — дочь). Это связано с оборотом стада и размерами хозяйства.

Один хряк может без ущерба покрыть 200—300 маток за год. Чаще всего к нему прикрепляют не более 20—30. Нередко хряков, особенно тех, что обладают выдающимися качествами, можно было бы использовать интенсивнее. Однако целый ряд преимуществ, связанных с содержанием производителя в каждом племенном хозяйстве, говорит против такого интенсивного использования хряков. Если в каждом племенном хозяйстве имеется свой производитель, то он может покрыть матку в наиболее оптимальное для этого время; кроме того, нужно считаться также с возможностью заноса болезней, когда хряк будет покрывать маток из других стад. Обмен более взрослыми хряками всегда связан с риском; успех такого обмена будет зависеть от нрава производителя и новых условий содержания и кормления.

Матки в большинстве случаев впервые приходят в охоту в возрасте 3—5 месяцев, однако покрывать их раньше чем в 7—9-месячном возрасте или по достижении ими живого веса 100 кг не следует. В противном случае поросята первого и даже второго опороса могут оказаться слабыми.

Охота сопровождается ухудшением аппетита, беспокойством, покраснением и опуханием наружных половых органов и нередко непрекращающимся хрюканьем. Длительность охоты — 2—3 дня с довольно частыми отклонениями. У прохолостевших маток охота повторяется через каждые 3 недели.

После отъема поросят охота наступает в большинстве случаев спустя 3—5 дней. Если поросята долго находятся на подсосе, то матка может прийти в охоту и до их отъема. В таких случаях случка не приносит вреда матке.

Искусственное осеменение

Свиней можно также осеменять искусственно. Так, в 1956 г. в Норвегии было искусственно осеменено около 4 тыс. свиноматок. В обычных производственных условиях оплодотворяемость маток при искусственном осеменении составила 56% маток, при естественной случке — около 70%. В высшей ветеринарной школе в Осло, где держали одного хряка для установления охоты у маток, оплодотворяемость при искусственном осеменении достигла 70,7%. Средняя величина помета составила 9,65 поросят. Оплодотворяемость летом была выше, чем зимой. В Дании в течение полугода было искусственно осеменено 500 маток. В среднем число поросят в помете составило 11,5, у впервые поросившихся маток — 9,2.

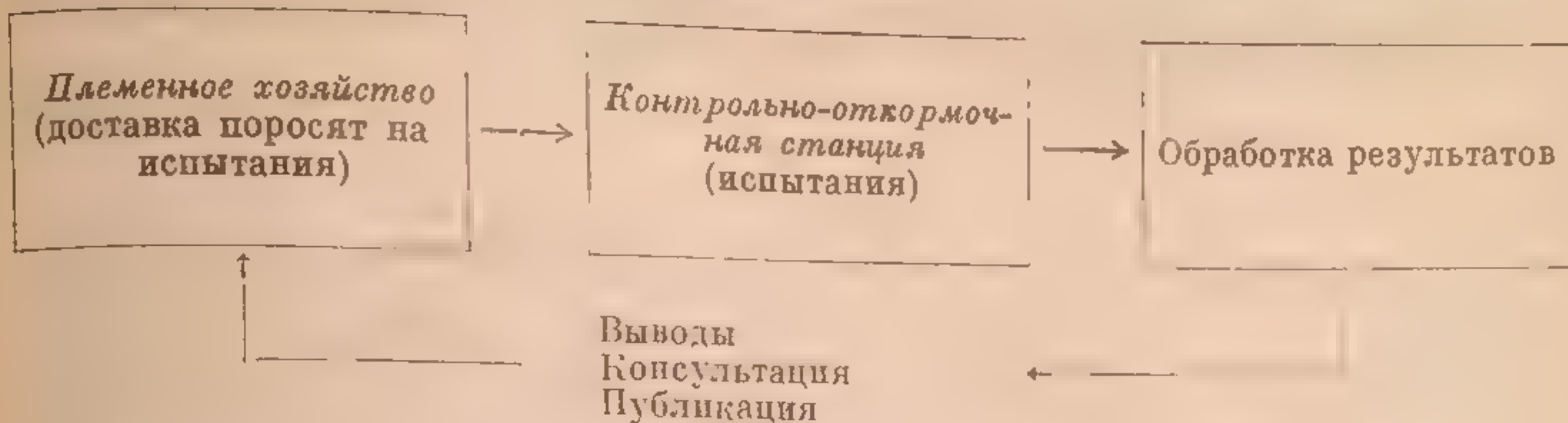
В области искусственного осеменения свиней еще не решены две проблемы: проблема длительного хранения семени и проблема быстрого и надежного распознавания охоты.

С помощью искусственного осеменения можно было бы более интенсивно использовать тех хряков, чье потомство показало хорошие результаты при испытаниях мясной продуктивности и убойных качеств. Результаты испытания хряка по этим показателям были бы более обоснованными, если бы его испытывали еще с матками других племенных хозяйств данной зоны разведения и всей страны. Таким образом был бы обеспечен произвольный подбор маток из всей популяции, что повысило бы достоверность результатов.

При таком широком использовании лучших хряков существует опасность инбридинга. Это требует централизованного руководства всей племенной работой, на что животноводы идут неохотно. При каких условиях и в каких масштабах может быть использовано искусственное осеменение в практическом свиноводстве, покажет только будущее.

Испытания мясной продуктивности и убойных качеств

Проведение испытаний мясной продуктивности и убойных качеств (испытания по потомству) требует согласованных действий и сотрудничества между племенными хозяйствами, контрольно-откормочными станциями и учрежденному делу, управления племенными книгами и консультации). Испытания мясной продуктивности и убойных качеств и обработка результатов испытаний осуществляются по следующей схеме:



Без соблюдения этого организационного принципа даже самые лучшие в смысле технического оснащения контрольные станции теряют свою ценность.

Далее, одной из важных проблем, которые предстоит решить каждой животноводческой организации и управлению, является проблема целесообразного использования помещения контрольно-откормочной станции, то есть соответствия производственной мощности станции объему проводимых испытаний. Во многих случаях для постройки такой станции, где можно было бы провести испытания нужного количества хряков и свиноматок, нехватает средств. В связи с этим заслуживает внимания предложение проводить систематические испытания только части всей популяции свиней определенной территориальной единицы или страны. Если вести племенную работу только с небольшим числом стад, то это позволит всех племенных



Рис. 175. Внутренний вид отделения одной из станций по испытанию продуктивности в Дании. На каждой из этих станций имеется 400 индивидуальных боксов.

животных этих стад проверить по потомству. Относительно бесплановое испытание отдельных маток из различных хозяйств не дает результатов. В этом смысле нужно взять за образец датский метод, который предполагает работу лишь с небольшим числом племенных хозяйств.

Для того чтобы оценка хряка на основе результатов испытания потомства была достаточно надежной, матери испытываемых групп потомков должны быть типичными для породы (выборка) или по меньшей мере для стада, откуда происходят эти группы. Группы потомков определенного хряка должны происходить от разных, не состоящих между собой в близком родстве, матерей. С другой стороны, на испытание потомства свиноматок надо брать поросят из нескольких пометов и от разных отцов.

Отбор поросят

При проведении испытаний мясной продуктивности и убойных качеств нужно тщательно следить за тем, чтобы различия в условиях внешней среды между различными группами были как можно меньше и не только после, но и до прибытия их на контрольную станцию. Поэтому на испытание надо ставить группы потомков из тех хозяйств, где соблюдаются все требования в отношении зоогигиены, кормления, содержания и ухода. Поросята, поступающие на контрольную станцию в худших кондициях, в результате перенесенных болезней или недокорма дают, как правило, плохие результаты, несмотря на удовлетворительные задатки в отношении энергии роста и качества мяса. Для того чтобы не нарушать процесс испытаний и не нанести ущерб контрольным станциям, все предназначенные для испытаний стада должны находиться под постоянным ветеринарным контролем.

Отобранные для испытаний поросята должны быть типичными для данного помета. При соблюдении этого условия возможна обработка всех результатов испытаний по методу популяционной гететики и правильная их оценка. В Швеции в 1951—1952 гг. на основе данных испытаний мясной продуктивности и убойных качеств было установлено, что поступившие на испытания животные оказались в среднем несколько тяжелее, чем их однопометники в возрасте 3 и 7 недель. При вычислении корреляций между весом поросят (кг) в возрасте 3 (7) недель и скоростью роста во время испытаний были получены следующие результаты.

Таблица 22

Корреляции между весом поросят в возрасте 3 (7) недель и суточным привесом во время испытаний
(Иоганссон, 1957)

| | Корреляция (r) и регрессия (b) | | | |
|---|--|----------|----------------|----------|
| | внутри группы | | между группами | |
| | r | b_{yx} | r | b_{yx} |
| Суточный привес (20—88 кг) (y) и вес в 3-недельном возрасте (x) | 0,128 | 9,43 | 0,023 | 0,95 |
| Суточный привес (20—98 кг) (y) и вес в 3-недельном возрасте (x) | 0,244 | 20,59 | 0,010 | 0,38 |
| Вес в 7-недельном возрасте (x) | 0,200 | 11,80 | 0,104 | 2,07 |

Судя по этим вычислениям, отбор поросят из помета оказывает известное влияние на суточные привесы, поэтому проводить его нужно очень тщательно. Суточный привес тесно коррелирует с оплатой корма, поэтому для испытаний лучше всего отбирать поросят, которые по своему весу ближе всего к среднему показателю помета. Справедливы ли эти требования также по отношению к испытаниям убойных качеств, еще не выяснено.

Этим требованиям нередко противоречит требование придерживаться необходимого соотношения мужских и женских особей в испытуемых группах. В большинстве стран на испытания ставят группу, состоящую из двух боровков и двух свинок. Нередко бывает трудно выбрать из помета таких поросят, которые по весу ближе всего к среднему показателю помета, и не нарушить при этом необходимого соотношения полов. Нарушенное соотношение можно исправить внесением необходимой поправки, однако из-за недостаточной надежности факторов поправок этот метод непригоден.

Проведение испытаний мясной продуктивности и убойных качеств

Методы кормления

Из методов кормления, применяющихся на контрольно-откормочных станциях, индивидуальное кормление имеет следующие преимущества перед групповым.

1. Оно позволяет определить потребление корма каждым животным испытываемой группы в отдельности. При групповом кормлении это сделать невозможно, так как в одну кормушку задают корм четырем пороссятам.

2. Не все животные одной группы поедают корм одинаково быстро. Нередко более сильные оттесняют от кормушек более слабых. Это обуславливает неравномерное развитие животных внутри одной группы, что, в свою очередь, влияет как на качество мяса, так и на потребление корма. Тщательные исследования, проведенные на новых и на старых станциях, где применялось групповое кормление, показали, что при индивидуальном кормлении развитие животных внутри одной группы протекает равномернее. Это обстоятельство позволяет с большей ясностью выявить различия между потомками двух или большего числа хряков, что облегчает отбор племенного материала. Исследования Джонсона (1958) показали, что при групповом кормлении суточный привес самцов на 14,8 г выше, чем у самок. При индивидуальном кормлении, напротив, суточный привес был на 10,7 г выше у женских особей. Такая разница обусловлена, очевидно, тем, что более сильные боровки отгоняют свинок от кормушек.

3. Так как при групповом кормлении невозможно учесть потребление корма отдельным животным, то для расчетов используется средний показатель по группе. Этот показатель не может служить показателем продуктивности, так как изменчивость внутри группы не учитывается. Особо непригоден этот метод оказывается тогда, когда по болезни из группы приходится исключать одно животное или когда оно по какой-либо причине погибает. Тогда данные по потреблению корма в таких группах можно лишь с натяжкой использовать в целях селекции. При индивидуальном кормлении исключение из группы одного животного на результат испытаний остальных животных группы не влияет.

4. Индивидуальное кормление позволяет нам довести до конца испытание даже таких животных, у которых произошла задержка в развитии в результате перенесенного заболевания, (например, воспаления легких). В этом можно убедиться на примере (рис. 176), взятом из материала датских контрольно-откормочных станций. Развитие каждого из четырех поросят в группе изображено на рисунке кривой (откорм начинается с веса 20 кг).

Поросята № 1, № 2 и № 3 развивались нормально. У животного № 4, напротив, отчетливо наблюдается задержка роста между 80-м и 100-м днем испытаний, когда живой вес составлял 60 кг. Тогда развитие этого заболевшего животного можно разделить на три периода. В течение первого периода, соответствующего на рисунке отрезку кривой А, оно развивалось нормально, так же как и его братья и сестры. На отрезке В у него наблюдалась задержка роста в течение примерно 20 дней, и оно не прибавляло в весе. На отрезке В животное выздоровело и развивается нормально, как и его

братья и сестры. При индивидуальном кормлении можно точно учесть потребление корма на отрезке *Б* (во время болезни). Это количество корма мы можем вычесть из общего расхода корма и далее рассматривать это животное как нормально развивающееся. Такие поправки допустимы только, если предполагается, что болезнь обусловлена факторами внешней среды.

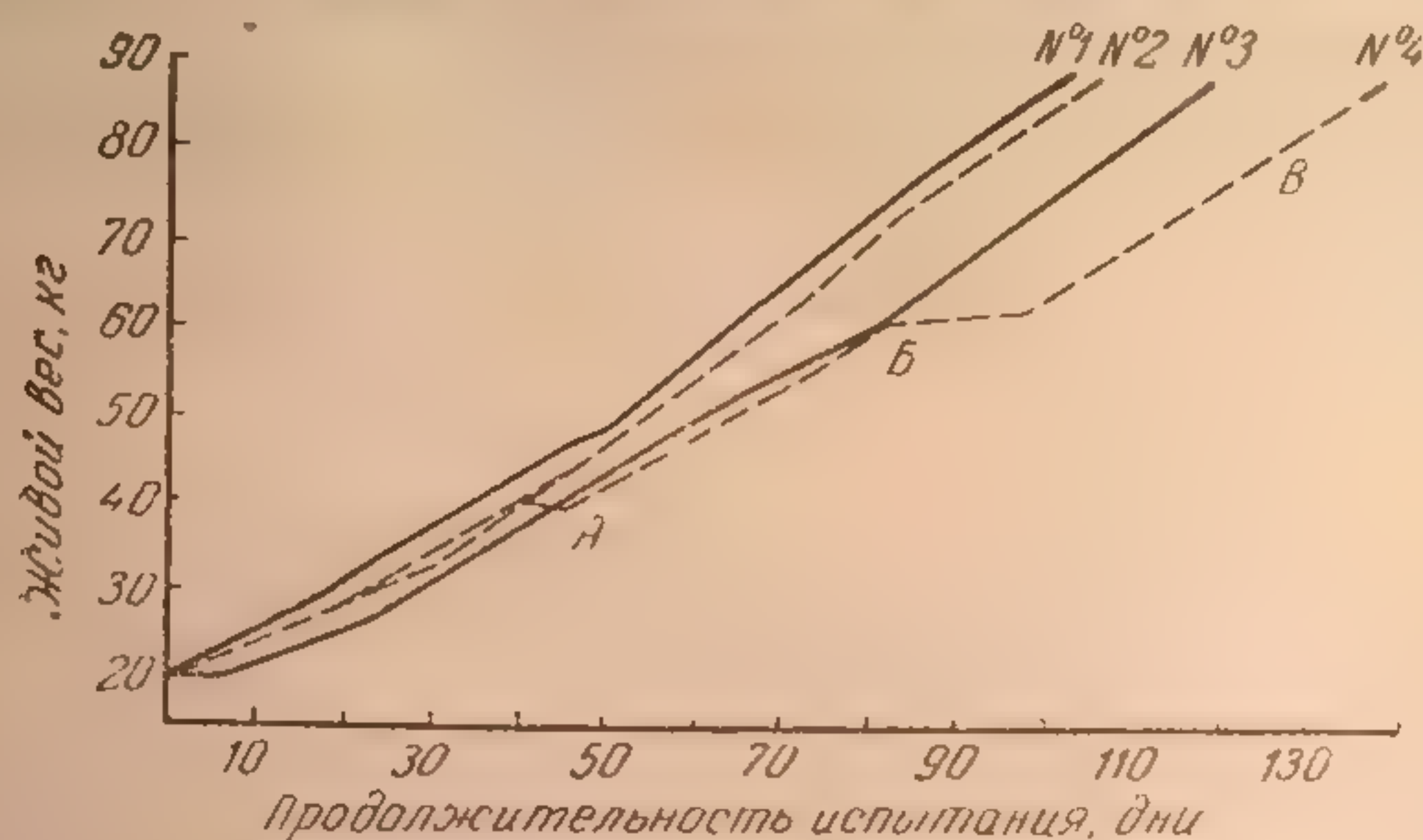


Рис. 176. Развитие одной из групп свиней, поставленных на контрольный откорм (см. текст).

5. Еще один аргумент в пользу индивидуального кормления был получен при сравнении данных датских контрольных станций о проценте снятых из испытаний по разным причинам свиней. На новых станциях, где применяется индивидуальное кормление животных, этот процент снизился наполовину.

| Годы | Процент животных, снятых с испытаний | |
|-----------------|--------------------------------------|----------------|
| 1927/28—1929/30 | 7,8 | Старые станции |
| 1930/31—1932/33 | 6,2 | |
| 1933/34—1935/36 | 6,2 | |
| 1936/37—1938/39 | 5,2 | |
| 1939/40—1941/42 | 4,0 | |
| 1942/43—1944/45 | 3,8 | |
| 1945/46—1947/48 | 4,6 | |
| 1948/49—1950/51 | 3,5 | |
| 1951/52 | 3,5 | Новые станции |
| 1952/53 | 1,9 | |
| 1953/54 | 1,7 | |

6. При групповом кормлении трудности возникают уже в самом начале испытаний. Если начинать испытания с веса 20 кг, то в группу, где вычислен средний вес по четырем животным, попадут особи с весом 15, 19, 21 и 25 кг. Если всех животных забивают по достижении ими веса 110 кг, то первое животное прибавляет за период откорма 95 кг, а последнее — только 85 кг. При индивидуальном кормлении этот источник ошибок исключается: каждое животное поступает на испытания с живым весом 20 кг.

Однако индивидуальное кормление имеет существенный недостаток: оно требует таких условий содержания животных, которые отличаются от условий хозяйства. Наносит ли оно вред племенному делу — неизвестно, но в отношении техники исследования его преимущества бесспорны.

Интенсивность кормления

Многочисленные исследования выявили значение интенсивности кормления (суточный расход корма) для убойных качеств свиней. При прочих равных условиях более интенсивное кормление приводит и к большему ожирению. Поэтому для испытаний мясной продуктивности и убойных качеств

свиней вопрос об интенсивности кормления является решающим. Разведение таких свиней, которые бы, поедая больше корма, быстрее росли, но не осаливались, было бы желательным. Тогда на контрольных станциях их можно было бы кормить вволю, что осуществимо только с помощью автокормушек. Однако такой способ кормления свиней не нашел применения на контрольных станциях и их продолжают кормить «вручную», так как при кормлении вволю существует большая опасность перекорма и нарушений пищеварения. Во избежание этого почти во всех странах Западной Европы устанавливается определенное время, в течение которого свиньи должны съесть заданный им корм (10—20 минут).

Оценка убойных качеств

Вопросы оценки убойных качеств подробно изложены в I томе руководства. Здесь мы только отметим, что для получения и правильной зоотехнической оценки результатов необходимо, чтобы все животные данной страны или местности оценивались по возможности одним экспертом.

Зоотехническая оценка результатов

Об использовании результатов испытаний подробно говорилось в X главе I тома руководства.

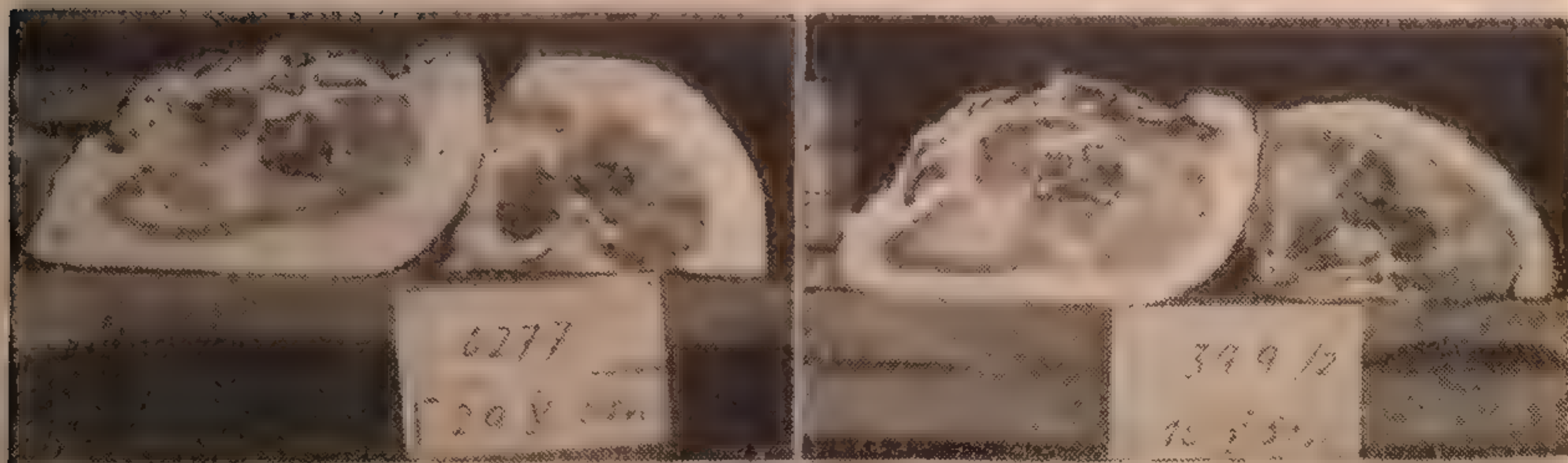
Вопрос о надежности оценки результатов рассмотрен нами теоретически в предыдущей главе.

С уменьшением числа поросят в испытываемой группе уменьшается до известной степени и общее число испытываемых животных без существенного ущерба для надежности оценки потомства (см. рис. 163). Правда, при этом оценка теряет свою объективность, так как по большему числу поросят можно лучше судить об особенностях помета. Если же в период испытаний в группе из 2—3 голов погибает одно животное, то ценность результатов испытаний будет под вопросом. Поскольку на такую возможность надо всегда рассчитывать, постольку на испытания лучше всего ставить группу, состоящую из двух боровков и двух свинок.

Плодовитость и способность к выращиванию

Ранее уже указывалось на то, что плодовитость и способность к выращиванию в сильной степени зависят от условий окружающей среды. Различные опыты показали, что помеси по этим качествам превосходят до известной степени чистопородных животных. Это связано с эффектом гетерозиса, который используется в практике свиноводства, особенно в тех странах и местностях, где применяется пастбищное содержание свиней или где условия содержания свиней менее благоприятны. Эффект гетерозиса сильнее всего проявляется на ранних стадиях роста и развития.

Помесные поросята имеют, по Лашу (1939), более высокий вес при рождении и обладают большей жизнеспособностью. Среди них встречается меньше мертворожденных, смертность в подсосный период также меньше. Величина помета, по данным Кэролла и Робертса (1942), занимает промежуточное положение между обеими исходными породами. Эффект гетерозиса проявляется преимущественно в первом поколении (F_1); при скрещивании для получения F_2 . Чтобы воспользоваться эффектом гетерозиса при использовании на племя женских потомков F_1 создаются лучшие предпосылки для получения F_2 . Чтобы воспользоваться эффектом гетерозиса при скрещивании поросят, нужно вести скрещивание только с целью уменьшения отхода поросят, нужно вести скрещивание только с целью уменьшения отхода поросят, нужно вести скрещивание только с целью уменьшения отхода поросят. Разведение помесей, хотя и повышает однородность животных первого поколения (F_1), однако в то же время понижает их



| | Туша 6277 | Туша 399/2 |
|-------------------|-----------|------------|
| Вес туши, кг | 114,0 | 105,0 |
| Вес печени, кг | 88,04 | 85,74 |
| Вес селезенки, кг | 4,1 | 2,9 |
| Вес желудка, кг | 40,5 | 37,0 |
| Вес кишечника, кг | 17,5 | 12,5 |
| Вес легких, кг | 12,5 | 9,9 |
| Вес сердца, кг | 43,5 | 45,0 |

Кожина, потроха и органы для анализа

Рис. 177. Убойные качества сальных и мясных свиней. Разрез полутуши сделан через середину *Os pubis* и первый поясничный позвонок.

племенную ценность. В отношении оплаты корма существенной разницы, между помесными и чистопородными животными, по-видимому, нет. Убойные качества обусловлены, очевидно, не гетерозисом, а являются скорее следствием комбинации наследственных задатков (Ф р е д и н, 1957).

VI. Разведение домашней птицы

Диплом инж.-агроном М. М е н ц и

Резкое повышение продуктивности птицеводства в первой половине текущего столетия объясняется коренными изменениями его структуры. Расширение производства произошло за счет развития отдельных пород до ясно выраженных продуктивных или «экономичных» пород, что, в свою очередь, привело к постоянно растущей индустриализации форм содержания (укрупнение ферм, механизация трудоемких работ и т. д.). В связи с этим разведение продуктивной птицы совершенно отделилось от спортивного и любительского птицеводства. Разведение продуктивной птицы определяется главным образом экономическими соображениями, в то время как любительское птицеводство преследует еще и эстетические цели. Здесь мы ограничимся рассмотрением вопросов разведения продуктивной птицы.

Цели и планирование птицеводства

Определение цели птицеводства можно дать в следующей формулировке: разведение здоровой и продуктивной птицы. Несколько одностороннее улучшение продуктивных признаков в узком смысле, которое может привести к ослаблению конституции птицы или по меньшей мере к более высоким требованиям в отношении ее здоровья и устойчивости к заболеваниям, в последнее время заставило селекционеров обратить особое внимание на жизнеспособность птицы.

Признаками, определяющими жизнеспособность птицы, являются оплодотворяемость, выводимость, смертность, общее развитие и нарушения, вызываемые болезнями.

Оплодотворяемость

Мерой оплодотворяемости служит число оплодотворенных яиц, выраженное в процентах к числу снесенных яиц. Несмотря на то, что в птицеводстве сейчас повсеместно ведется контроль за оплодотворением (миражирование инкубируемых яиц), здесь возможны определенные ошибки, так как не во всех случаях неоплодотворенное яйцо можно отличить от яйца с оплодотво-



Рис. 178. Интенсивная форма содержания птицы на глубокой подстилке с автоматическими кормушками.

ренной, но погибшей в самом начале развития яйцеклеткой. Кроме этих ошибок, могут быть допущены неточности при зоотехнической оценке показателей оплодотворяемости. Одни авторы указывают в своих работах на незначительную наследуемость оплодотворяемости, в то время как другие оспаривают это положение. Несомненно, что оплодотворяемость является признаком, по которому можно судить о плодовитости обоих родителей, но она не может считаться признаком жизнеспособности их потомков. Следовательно, в птицеводческой практике показатель оплодотворения можно использовать лишь для оценки родительского поколения.

Во многих случаях были получены доказательства того, что оплодотворяемость в значительной мере обусловлена влияниями окружающей среды. Так, высокие (выше 30°), а также низкие (ниже 0°) температуры вызывают заметное снижение оплодотворяемости. Влияние на оплодотворяемость интенсивности освещения и длительности светового дня прямо пропорционально. Этими двумя факторами можно объяснить известные сезонные колебания оплодотворяемости. Уровень кормления также сказывается на этом показателе, причем наиболее отрицательным фактором является недостаточность рациона по белку. Влияние возраста сильнее сказывается на мужских особях. Способность к оплодотворению в большинстве случаев снижается уже на второй и особенно на третий год. Этому можно отчасти избежать, если сократить число кур, приходящихся на одного петуха. С двух и более лет к одному петуху в зависимости от породы надо подбирать не более 8—15 кур (молодым петухам — 15—20).

Наконец, не последнее значение в птицеводстве имеет «социальная иерархия». Более энергичные петухи обладают, как правило, лучшей оплодотворяющей способностью, у самок же в результате нежелания спариваться с отдельными петухами может создаваться картина мнимого бесплодия.

В отношении зависимости оплодотворяемости от степени инбридинга в стаде мнения разных авторов расходятся. Проведенные в последнее время исследования не выявили ни положительной, ни отрицательной корреляции между этими показателями¹.

Выводимость

На практике выводимость цыплят выражают двумя показателями: 1) числом выведенных цыплят в процентах к числу снесенных яиц и 2) числом выведенных цыплят в процентах к числу оплодотворенных яиц. Если первый способ вычисления может быть более приемлемым с точки зрения техники производства, то второй представляется нам более правильным с точки зрения разведения, так как он позволяет провести четкое разграничение между двумя принципиально различными признаками — оплодотворяемостью и выводимостью. В отличие от оплодотворяемости показатель выводимости представляет собой первый признак жизнеспособности нового поколения. Он является мерой способности эмбриона к развитию и жизнеспособности вылупившегося цыпленка. Многие птицеводы, вычисляя потери при инкубации, делают различие между замершими зародышами и остановившимися в своем развитии или невылупившимися цыплятами.

Многочисленные исследования инбредных линий подтвердили влияние на выводимость многих факторов; во всяком случае, можно говорить об известной степени наследуемости показателей выводимости. По данным Ш о ф ф н е р а (1948), она составляет 0,15—0,20. Поэтому планирование птицеводства, направленное на улучшение выводимости, должно предусматривать отбор по соответствующим семьям.

В племенной работе с птицей возможно косвенное влияние на выводимость, поскольку последняя коррелирует с другими признаками, по которым

¹ Подавляющее большинство работ последних лет подтверждает факт снижения оплодотворяемости при тесном инбридинге. — Прим. ред.

селекция идет в большинстве случаев одновременно. Олсен и Хейнс (1949) доказали, например, что выводимость связана с весом яиц: самая высокая выводимость наблюдается при весе яиц 55—60 г. Яйца как с большим, так и с меньшим весом (до 50 г и более 65 г) обладают значительно худшей выводимостью. Оптимальное соотношение белка к желтку, согласно Скотту и Уоррену (1941), должно составлять 2 : 1. Отрицательно влияют на выводимость также различные дефекты яйца, например неправильная форма, тонкая неравномерной толщины скорлупа, кровяные пятна, подвижность или неправильное местоположение воздушной камеры и т. д. Известно также, что с возрастом курицы выводимость яиц постепенно падает.

Многочисленные эксперименты по инбридингу показали, что с возрастанием степени инбридинга выводимость падает, причем степень инбридинга приплода (Уилсон, 1948). Однако при тщательной селекции на высокий процент выводимости зависимость этого признака от степени инбридинга может быть значительно ослаблена.

Между оплодотворяемостью и выводимостью Бернье, Тейлор и Ганнс (1951) не смогли установить никакой зависимости.

Наряду с этими биологическими факторами нельзя недооценивать влияния факторов окружающей среды, например кормления племенной птицы и в первую очередь техники инкубации. Чтобы получить пригодные для сравнения и для оценки эффективности селекции результаты инкубации, необходимо, чтобы условия инкубации были по возможности идентичными.

Смертность цыплят

Отход птицы в результате заболеваний является для птицевода решающим в экономическом отношении фактором. Сюда относятся не только непосредственные потери в результате гибели птицы, но и экономический ущерб, обусловленный задержкой роста и снижением продуктивности вследствие заболевания. Отделить влияния болезней от других влияний настолько трудно, что в практике преимущественно приходится считаться только с теми потерями, которые могут быть установлены непосредственно. В каждой программе разведения должен быть предусмотрен контроль за отходом птицы. Однако такой контроль имеет смысл лишь в том случае, если одновременно с ним в подопытном поголовье не будет проводиться искусственная селекция (выбраковка птицы). Результаты можно группировать по определенным отрезкам времени или вывести показатель за весь период выращивания и использования птицы в целом. Нередко определяют, например, так называемую раннюю смертность, то есть отход цыплят за первые 70 дней жизни. В этот период происходит развитие цыпленка в молодую птицу, и влияние матери на цыпленка через яйцо значительно ослабевает. При других методах племенной работы подсчитывается отход птицы от суточного возраста до половой зрелости, а затем от начала яйцекладки до конца хозяйственного использования. Эти показатели выражают обычно в процентах к соответствующему исходному поголовью. Если стремятся выработать устойчивость по отношению к какой-либо определенной болезни, то в записях об отходе птицы нужно указывать причину смерти. Так, например, можно путем систематического отбора генетически закрепить повышенную естественную устойчивость к лейкозу. Не следует, однако, надеяться на возможность выработать абсолютную естественную устойчивость к отдельным болезням или хотя бы к нескольким болезням одновременно. В связи с этим нередко возникает вопрос, есть ли смысл из чисто экономических соображений заниматься выведением генетически устойчивых к болезням животных, если при постоянно совершенствующихся методах лечения можно бороться непосредственно с самой болезнью. Не последнее значение здесь

имеет и тот факт, что однажды приобретенная устойчивость может вновь оказаться иллюзорной при изменении возбудителя болезни (см. главу VI). Несомненно, кроме выработки специфической устойчивости, имеются и другие возможности влияния на общее состояние здоровья и сопротивляемость. Так, частоту многих инфекционных и инвазионных заболеваний можно значительно снизить путем общего укрепления конституции и жизнеспособности. Этот факт наблюдался много раз, особенно если работа началась с животных молодого возраста.

Так как наследуемость жизнеспособности (или смертности) в целом очень незначительна — 0,05—0,15 (Лернер и Тейлор, 1943; Лаш, Ламоре и Хейзел, 1948; Робертсон и Лернер, 1949), то воздействовать на этот признак можно лишь отбором семей. Массовый отбор может быть эффективным, если отход молодняка в первый год составил более 30%. Эффективность селекции по семьям обусловлена размером семьи (в среднем не менее 10 дочерей от одной матери). При снижении смертности залогом дальнейшего успеха будет лишь увеличение размера семьи.

Многие авторы установили определенную связь между смертностью и степенью инбридинга. Инбредированные линии отличаются, как правило, повышенной смертностью, в то время как межлинейные и межпородные скрещивания обуславливают более высокую жизнеспособность.

К признакам продуктивности яйценоских пород относятся в узком смысле слова возраст в начале яйцекладки, вес и число яиц. У специализированных мясных пород сюда относятся привес и оплата корма. Качество яиц (скорлупа, белок и т. д.) надо учитывать при разведении яйценоских пород, в то время как оперение и окраска оперения играют особенно большую роль при разведении мясных пород. В зависимости от привычек потребителя к забиваемой на мясо птице предъявляются определенные требования в отношении окраски кожи. И, наконец, при разведении специализированных мясных пород особое внимание обращается на развитие отдельных частей туловища, например на развитие мускулатуры груди и ног.

Возраст к началу яйцекладки

Половая зрелость в зависимости от породы, уровня селекционной работы и содержания птицы наступает в возрасте от 5 до 8 месяцев. В этот момент птица еще не достигает полного развития.

В принципе желательно было бы добиться максимальной скороспелости птицы, чтобы увеличить продолжительность первого года яйцекладки. Так как сроки вывода обычно приурочены к весне, то скороспелость связана также с более ранним началом яйцекладки осенью, то есть в тот период, когда у старых кур яйценоскость снижается. Эта абсолютная тенденция не исключает, однако, того факта, что еще не завершившие свое развитие, слишком рано начавшие яйцекладку куры относительно долгое время несут яйца с пониженным весом. Между весом первых яиц и живым весом половозрелой молодки существует положительная, но не генетическая корреляция.

Курам, которые под влиянием интенсивного кормления и освещения рано начинают яйцекладку, грозит опасность задержки физического развития. Поэтому желательно, чтобы яйцекладка начиналась в оптимальном, а не максимально раннем возрасте курицы. Показатели наследуемости возраста при снесении первого яйца колеблются от 0,15 до 0,40, в среднем 0,25 (Хейзел и Ламоре, 1947; Шöffнер и Слоун, 1948; Лернер и Круден, 1951). Поэтому наиболее перспективными являются попытки улучшить состояние птицеводства путем отбора семей. На скорость созревания птицы можно воздействовать не только селекцией, но и соответствующими приемами содержания. Сюда относится в первую очередь искусственное освещение. При этом более важную роль играет не абсолютная продолжительность воздействия света, а изменение общей длины дня до

и в период наступления половой зрелости. Постоянно увеличивающаяся сила освещения вызывает ускорение начала яйцекладки, уменьшение ее действует замедляюще. Этой взаимозависимостью объясняется тот факт, что в естественных условиях среды молодки позднего вывода (апрель — июнь) начинают яйцекладку в более старшем возрасте, чем равноценные им в генетическом отношении куры раннего вывода. У молодок, которые должны достигнуть возраста половой зрелости, этот срок в результате значительно сократившейся долготы дня отодвигается.

Вес яиц

Относительно высокая наследуемость веса яиц (0,45—0,75) (Шоффер и Слоун, 1948; Лернер и Круден, 1951) делает этот признак одним из важнейших пунктов плана селекции. Если показатель наследуемости больше 0,5, то более простые методы индивидуального отбора сле-дует предпочесть отбору семей. Последний ограничивается в значительной мере отбором на племя мужских особей.

Наибольшую трудность при селекции на вес яиц представляют отни-мающие массу времени работы по сбору данных. Поэтому в практике обычно ограничиваются выборочными взвешиваниями, сроки и степень точности которых в каждом отдельном случае предусматриваются особо (Менц и, 1956). При контрольных взвешиваниях, которые проводятся в большинстве случаев в первом году яйцекладки, не следует забывать об упоминаемом многими авторами характерном возрастании веса яиц (Хейс, 1944; Мен-ци, 1956). Это обстоятельство в результате колеблемости данных снижает точность определений. Однако при ежегодном отборе молодок этот недостаток устраняется более быстрой сменой поколений. Внутри отдельной популяции могут быть сравниваемы только показатели, полученные в одинаковом воз-расте птицы.

Выше указывалось на зависимость веса яиц от живого веса несушки в начале яйцекладки. Часто наблюдавшаяся положительная корреляция между весом яиц и живым весом взрослых кур носит, по-видимому, также скорее физиологический, чем генетический характер.

В связи с высокой степенью наследуемости веса яиц этот признак лишь в незначительной мере подвержен влиянию факторов внешней среды. Из упоминавшейся ранее взаимосвязи между половой зрелостью и весом первых яиц можно вывести связь между датой вывода и средним весом яиц в первый год яйцекладки. Сезонное уменьшение веса яиц в жаркие летние месяцы наблюдается и у старых несушек. При этом речь идет не столько о прямой связи между весом яиц и температурой, сколько о влиянии, вызванном уменьшением потребляемого корма. Тем самым подтверждается наблюдав-шийся во многих опытах факт снижения не только числа, но и веса яиц, при недостаточном в отношении качества и количества снабжении птицы кормом и водой.

Учитывая стремление рынка к стандартизации яиц, а также то обстоя-тельство, что слишком крупные яйца обладают пониженной выводимостью, птицеводы изменили теперь цель селекции в том направлении, чтобы получать яйца не с максимально возможным, а оптимальным весом (55—65 г).

Прочие качества яиц

Наряду с весом яиц есть еще целый ряд признаков, которые в большин-стве случаев имеют значение не только для рынка, но и определяют пригод-ность яиц к инкубации. Яйца неправильной формы и с тонкой скорлупой не-желательны как для продажи, так и для инкубации. На форму яйца можно воз-действовать относительно легко, если выбраковать из стада тех кур, которые

несут неправильной формы яйца. Больше трудностей возникает с генетическим улучшением качества скорлупы. Чтобы селекция по этому признаку была эффективной, требуются не только данные отдельных особей, но и целых семейств. Основная трудность состоит в методах получения этих данных. Используемые обычно в опытах методы определения качества скорлупы требуют вскрытия яйца и поэтому непригодны для практики. Пользоваться ими можно лишь в тех случаях, если наряду с качеством скорлупы требуется одновременно определить качество желтка или белка. В практике можно ограничиться косвенными методами оценки качества скорлупы, а именно определением удельного веса яиц (толщина скорлупы) и потери веса во время инкубации (пористость скорлупы). Наличие «кровяных» пятен внутри яйца связано не только с временем года, возрастом птицы, стадией периода яйцекладки и т. д., но и обусловлено генетически; следовательно, на этот признак легче всего влиять путем сочетания индивидуального отбора с отбором по семьям. Просвечивание яиц не всегда дает надежные результаты, особенно в том случае, если яйца имеют коричневую скорлупу; поэтому их необходимо выборочно вскрывать. Желание потребителя получать яйца с белой или окрашенной скорлупой диктуется лишь его привычкой и в случае необходимости может быть удовлетворено путем подбора соответствующей породы.

Ч и с л о я и ц

Число снесенных яиц является основным показателем продуктивности птицы. Мерилом продуктивности молодок весеннего вывода служит, как правило, число яиц, снесенных за период от начала яйцекладки до первой осенней линьки. Нередко за «стандартную продуктивность» принимается продукция яиц, полученная за 500 дней жизни. У переерой птицы годовая продуктивность исчисляется количеством яиц, полученных за период между двумя линьками. Год яйцекладки, охватывавший раньше период с 1 ноября по 31 октября, вследствие смещения сроков инкубации исчисляется теперь с 1 октября по 30 сентября. Однако после введения осенней и зимней инкубации такое деление также теряет смысл. Следовательно, для правильной оценки данных продуктивности необходимо знать, за какой период они получены. Более разнообразными являются методы вычисления средней продуктивности популяции или птицеводческого хозяйства. Среднегодовая продуктивность стада может быть различной, в зависимости от того, как ведется учет — на количество выжившей птицы или на количество фуражных кур. Еще более резкие расхождения наблюдаются между собственно средней продуктивностью и так называемыми индексами (показателями) продуктивности. Индекс продуктивности не является более мерилем продуктивности в узком смысле, а сочетает в себе оба признака — продуктивные возможности и жизнеспособность, причем валовой сбор яиц за определенный отрезок времени делится на число птицы, имевшееся к началу контроля. Наиболее употребительными показателями являются: среднегодовая или неполная продуктивность в расчете на суточного цыпленка, на молодку в 10-недельном возрасте или к началу яйцекладки. Этот способ расчета показателей применяется при селекции по семьям, особенно при внутривоспитательной калкуляции.

Если в рамках программы разведения учет продуктивности проводился либо в течение неполного года, либо выборочно, то пересчитывать эти данные на полную продуктивность нет необходимости, если они вполне сопоставимы.

Данные о наследуемости яйценоскости, приводимые различными авторами, колеблются от 0,15 до 0,45 (Л е р н е р и Т е й л о р, 1943). При составлении плана селекции ее можно считать равной 0,25, если для данной популяции не сделаны специальные расчеты. Однако при выборе метода селекции необходимо учитывать общий уровень продуктивности данного стада. Популяции с невысокой средней продуктивностью и относительно большой изменчивостью продуктивности имеют, как правило, и более высокие коэффициенты

среды (замена корма, перемена погоды, смена помещения и т. д.) и легко реагируют на это перерывом в яйцекладке или частичной линькой. У большей части несушек раннего вывода, которые начинают яйцекладку уже в конце лета и которые благодаря искусственному освещению избегают тормозящего влияния укоротившегося дня, в декабре или январе очень часто наступает частичная линька. Весной, в период пиковейшей естественной яйценоскости, несушки, подвергавшиеся зимой искусственному освещению, обычно не достигают такой интенсивности яйцекладки, как те, которые содержались в естественных условиях. Поэтому конечный эффект искусственного освещения состоит не столько в сильном повышении годовой продуктивности, сколько в сдвиге яйценоскости на зимние месяцы. При современном образовании цен на рынке выравнивание сезонных колебаний яичной продуктивности дает большие преимущества.

На яйценоскость птицы, кроме интенсивности яйцекладки и продолжительности зимней паузы, существенное влияние оказывает и длительность периода линьки. Куры, линяющие быстро и интенсивно, обладают, как правило, высокой яйценоскостью, что объясняется не только удлинением периода яйцекладки, но и интенсивным обменом веществ, который положительно влияет на яйценоскость.

Проявляющийся иногда у отдельных несушек инстинкт насиживания может привести к нежелательным перерывам в яйцекладке. У легких яйценоских пород этот инстинкт связан со здоровой жизненностью и не играет большой роли. У тяжелых пород и у межпородных помесей инстинкт насиживания надо подавлять. Несушки с резко выраженным инстинктом насиживания непригодны на племя.

С возрастом годовая яйценоскость птицы довольно значительно понижается. В связи с постоянной интенсификацией способов содержания птицы основное время ее использования передвигается на первый год яйцекладки. Соответственно этому и племенная оценка птицы происходит преимущественно в возрасте 12 месяцев.

Живой вес и оплата корма

У яйценоских пород увеличение живого веса в период выращивания рассматривается скорее как признак жизнеспособности и служит мерилем для оценки общего состояния здоровья молодняка. У мясных пород показателю веса, напротив, принадлежит ведущая роль. Он становится важнейшим признаком продуктивности. С увеличением веса тесно связана оплата корма, имеющая в экономическом отношении решающее значение. Хотя этот признак важен и для яйценоских пород, тем не менее здесь оплата корма не включается в программу селекции, так как опасность чрезмерных затрат корма устраняется в основном самой селекцией. Иначе дело обстоит в мясном птицеводстве: оплата корма вместе со способностью к образованию мяса решают успех этого направления продуктивности. Основная цель разведения мясных пород заключается прежде всего в том, чтобы произвести 1 кг привеса в наиболее короткий срок и при возможно меньшем расходе корма.

Между обоими этими признаками — способностью к образованию мяса и оплатой корма — существует положительная корреляция: чем быстрее птица растет, тем лучше оплата корма. Оплата корма ухудшается с возрастом и с увеличением живого веса, так как при этом доля поддерживающего корма в рационе все время повышается. Это облегчает выведение эффективных мясных пород, так как здесь можно обойтись без трудно осуществимых на практике определений оплаты корма, учитывая лишь увеличение веса.

Под влиянием неблагоприятных условий может произойти задержка роста птицы. Сюда относятся, например, дефекты инкубации, слишком высокие и слишком низкие температуры в первые недели после вывода, чрезмер-

ная плотность посадки птицы в помещении, различные инфекционные и инвазионные заболевания, неполноценный или испорченный корм и т. д. Наследуемость живого веса при нормальных условиях составляет от 0,40 до 0,60 (Лернер, Асмундсон и Круден, 1947; Лернер и Круден, 1951).

Следовательно, уже с помощью индивидуального отбора можно добиться значительных улучшений этого признака. Оплата корма характеризуется также довольно высокой наследуемостью, однако этот показатель всегда тесно коррелирует с ростом птицы. В настоящее время для улучшения оплаты корма и увеличения веса индивидуальный отбор сочетают с отбором динга на рост птицы и оплату корма. Напротив, при межлинейных и межпородных скрещиваниях можно получить помесей, которые будут лучше, чем обе родительские формы. При сравнении веса птицы необходимо учитывать распределение полов в сравниваемых группах. С возрастом разница в весе между петухами и курами увеличивается. На 12-й неделе жизни куры на 15–20% легче петухов того же возраста. Существует ли корреляция между весом суточных цыплят и убойным весом, до сих пор не установлено¹.

Другие важные признаки мясных пород

При разведении мясной птицы особое внимание уделяется оперению. Рано оперяющиеся породы дают, как правило, больший привес. Кроме того, скорость роста оперения очень важна из чисто коммерческих соображений: тушка птицы, которая к моменту убоя не имела сомкнутого перьевого покрова, выглядит в опущанном виде непривлекательно.

Развитие и рост перьевого покрова можно оценить непосредственно в 8–12-недельном возрасте птицы. Однако с точки зрения разведения и из экономических соображений ранняя оценка оперяемости (у суточных цыплят) представляет больший интерес. Глезенер и Джалл (1946) установили, что если у суточных цыплят имеется шесть или больше боковых маховых перьев, то в 10-недельном возрасте они весят больше, чем те цыплята, у которых число маховых перьев в суточном возрасте было меньше шести.

Окраска оперения имеет значение лишь для рынка. Так как темные пеньки или темный пушок придают непривлекательный вид тушке и такие тушки обычно не ценятся потребителем, то птицеводы предпочитают разводить кур с белым оперением или по меньшей мере с белым подпушком. Требования в отношении окраски кожи можно удовлетворить с помощью селекции, а также скормливанием бедных красящими веществами кормов.

И, наконец, в плане разведения мясной птицы ставится определенное требование к развитию отдельных частей туловища. Длину кля и плюсны, а также развитие мускулатуры груди и ног можно улучшить путем соответствующих скрещиваний и селекции по семьям. В наследовании формы тела значение петуха больше, чем курицы. Наследуемость признаков экстерьера невысокая и колеблется от 0,20 до 0,30. Поэтому хорошее развитие мускулатуры ног и груди получают при селекции, ведущейся на основе оценки потомства преимущественно со стороны отца.

Судя по тому, какие цели преследуются при селекции по отдельным признакам продуктивности и что является решающим при зоотехнической оценке этих признаков, едва ли можно будет найти такую породу кур, которая отвечала бы одновременно всем предъявляемым требованиям. Поэтому параллельно с возрастанием числа требований, предъявляемых к продуктивности птицы, изменился также и породный состав товарного птицеводства. Иные разводится в основном очень небольшое число распространенных по всему миру продуктивных пород птицы. Произошло также более четкое деление

¹ По данным советских авторов, такой корреляции не существует. — Прим. ред.

пород по направлению продуктивности (яйцекладные и мясные породы). Разведение общепользовательной птицы, характерное для крестьянских хозяйств, теряет свое значение, так как важнейшие признаки яйцекладной породы отчасти отрицательно коррелируют с решающими признаками мясной продуктивности. Такое исключительное соответствие отдельных пород определенной хозяйственной цели и их распространенность по всему миру объясняются следующим.

1. Птица обладает очень высокой естественной приспособляемостью. Едва ли найдется другой такой вид животных, где бы одну и ту же породу (например, род-айланд) можно было с успехом разводить как в условиях субтропического и даже тропического климата, так и на высоте 3500 м над уровнем моря.

2. Несмотря на исключительную разносторонность, современные цели разведения пользовательной птицы отличаются большим единообразием. Независимо от того, где живет птицевод — в Америке, Европе или Азии, — работать ему приходится над улучшением одних и тех же признаков продуктивности.

3. В результате интенсификации методов содержания птицы, что нередко приводит к индустриализации, условия кормления и содержания значительно стандартизированы. Интенсивное содержание и полноценное кормление практически исключают возможность влияния местных условий.

Условия ремонта стада

В разведении домашних животных птицеводство занимает особое место. Исключительно благоприятные условия для ремонта открывают здесь такие возможности, которые скорее приближаются к возможностям растениеводства, нежели других отраслей животноводства. Благодаря такому привилегированному положению птицеводство стало за последние 20 лет опытным полем для изучения вопросов разведения домашних животных, а исследования из области генетики нередко служили стимулом для проведения подобных исследований на других видах животных. Работа птицевода облегчается главным образом двумя обстоятельствами: большой репродуктивной способностью птицы и быстрой сменой поколений.

В нормальных условиях за один сезон насиживания, который длится 3 месяца, от одной наседки можно получить 30—40 голов потомства, а от одного петуха — 400—500 голов. Если учесть обычный отход при выращивании, то в одной семье мы будем иметь не менее 12—15 продуцирующих полных сестер или 150—200 полусестер по отцу. Это означает, что даже в том случае, если селекция ведется на основе лишь части потомства всего сезона насиживания, интенсивность ее может достигать 10%. Не менее важно и то, что при больших размерах семей значительно повышается надежность испытаний по потомству. И не последнее значение имеет то обстоятельство, что большие группы сестер позволяют оценить петухов уже в молодом возрасте по признакам продуктивности, которые они передают по наследству, но сами не проявляют. По сравнению с другими отраслями животноводства эти три преимущества, которые мы имеем в птицеводстве, представляют очень большие возможности. С чисто технической точки зрения они, разумеется, могут быть использованы только при условии применения инкубаторов.

Подобные преимущества дает и быстрая смена поколений. В возрасте 6—7 месяцев упомянутые выше 12—15 потомков одной курицы будут уже нести яйца, а спустя еще 5 месяцев, то есть в возрасте одного года, могут снова использоваться для воспроизводства, но уже в качестве отобранной племенной птицы. Таким образом можно вести ежегодную селекцию. Как известно, генетический прогресс непосредственно зависит от числа поколений в год и от интенсивности селекции. Оба эти обстоятельства складываются в птицеводстве благоприятно. Испытания по потомству, которые необходимо прово-

дать в отношении многих признаков продуктивности, тоже очень облегчаются ежегодной сменой поколений. И петухи и куры могут повторно использоваться на племя в возрасте двух лет уже на основе испытаний по потомству.

Ежегодная смена поколений возможна при условии использования на племя молодок в возрасте 10—12 месяцев, которые отбираются на основе испытания продуктивности матерей в 5—6-месячном возрасте. При краткосрочном учете яйценоскости выяснилось, что продуктивность за 5 месяцев коррелирует с годовой продуктивностью (коэффициент корреляции 0,8) и к тому же обладает несколько более высокой наследуемостью. Принимая во внимание удвоение эффективности селекции за единицу времени, можно предположить, что в отношении яйценоскости использование на племя молодых переедой птицы, проверяемой в течение всего первого года яйцекладки. Разумеется, это может иметь место только при сочетании индивидуальной селекции с селекцией по семьям. До сих пор широко распространенное в практике птицеводства мнение, что использование на племя молодой птицы может привести к общему ослаблению жизнеспособности, было опровергнуто целым рядом неоднократно повторявшихся сравнений между потомством молодых и старых кур. Такая картина может наблюдаться только при сравнении между собой потомков, полученных от случайного подбора родителей на первом и втором году яйцекладки одного и того же поколения. Если же отбор молодок ведется на основе широких испытаний продуктивности и жизнеспособности, то при закрытом разведении оптимальное соотношение между проверенными по потомству старыми несушками и 12-месячными племенными курами будет 1 : 4.

Оба эти преимущества — высокая репродуктивная способность птицы и быстрая смена поколений — благоприятно сочетаются еще с двумя факторами, а именно невысокой стоимостью каждой отдельной особи и возможностью держать большие поголовья птицы без использования их на племя. Без этих двух предпосылок интенсивность селекции в 10% была бы невысказанной. Птицевод может себе позволить выбраковать довольно большую часть прошедшей испытания птицы. Его системе подбора не будет мешать наличие неполноценных в племенном отношении особей, так как они начинают продуцировать, не проходя предварительных испытаний в качестве племенных животных.

За последние два десятилетия птицеводы научились широко пользоваться исключительно благоприятными возможностями воспроизводства птицы. Именно в птицеводстве представилась возможность использовать на практике достижения современной популяционной генетики. Теперь селекционеры работают не с отдельными особями, а целыми популяциями. Это обстоятельство имеет также экономическое значение: решающими для птицеводов будут не отдельные рекорды продуктивности, а средние показатели по стаду.

О п р е д е л е н и е п л е м е н н о й ц е н н о с т и

Каждый животновод стремится ежегодно производить ремонт племенного стада за счет тех животных, которые более всего соответствуют его цели разведения. Решающим при этом является собственно племенная ценность, или, другими словами, качества, которые передаются потомству. Внешний вид животного, который может быть оценен животноводом (фенотип), является продуктом взаимодействия наследственных задатков (генотипа), с одной стороны, и окружающей среды — с другой. Следовательно, речь идет о том, чтобы по возможности точнее определить генотип животного, который всегда проявляется в связи с определенными окружающими условиями. Поэтому при планировании племенной работы должно ставиться неременное требование, чтобы сравниваемые между собой показатели продуктивности были

получены при наиболее сходных условиях окружающей среды. Например, нельзя сравнивать птицу, которая, с одной стороны, проходила испытания в условиях выгульного содержания, а с другой — содержалась в батареях. Даже между двумя хозяйствами с примерно одинаковыми формами содержания избирательное сравнение отдельных животных весьма проблематично. Отбор и сравнение племенных животных в рамках определенной программы разведения должны обязательно осуществляться только в пределах одного и того же хозяйства с одинаковым кормлением и содержанием. То же относится и к возрасту птицы. Различия в возрасте даже в несколько недель могут затруднить селекцию, особенно если она ведется на основе результатов краткосрочного учета продуктивности. При некоторых обстоятельствах необходимо вносить поправки в индивидуальные показатели. Если отдельные возрастные группы представлены более или менее равномерно, то влияние на средние показатели семьи различий, обусловленных сроками вывода, можно не учитывать. В этой связи следует указать также на нередко сомнительную ценность метода сравнения дочь—мать, которым часто пользуются при оценке племенных петухов. Наблюдаемые из года в год колебания продуктивности, связанные нередко с условиями среды, не позволяют непосредственно сравнивать продуктивность птицы за разные годы.

Коэффициентами наследуемости отдельных признаков продуктивности, которые были приведены ранее, можно пользоваться только в том случае, если условия окружающей среды примерно одинаковы. Различия в кормлении и содержании уменьшают указанные показатели наследуемости признаков продуктивности и затрудняют или делают невозможным эффективный отбор.

При решении вопроса о методе селекции следует в первую очередь учитывать степень наследуемости соответствующих признаков продуктивности. Если наследуемость признака выше 0,50, то отбору по семьям предпочитают индивидуальный отбор. Если же показатель наследуемости ниже 0,50, — а большинство экономически важных признаков продуктивности относятся именно к этой категории, — то рекомендуется сочетать индивидуальный отбор с отбором по семьям. Для отбора по признакам жизнеспособности, например проценту вывода, отхода и т. д., и отбора по продуктивности мужских особей учитываются из практических соображений только показатели по всем группам потомства. Можно ли в отдельном случае отбор по семьям предпочесть индивидуальному отбору (Л а ш, 1947), зависит от размера семьи и решается положительно (Л е Р о й, 1955), если

$$\frac{n-1}{2n} > h^2,$$

где n — размер семейства;

h^2 — коэффициент наследуемости соответствующего признака.

Эта формула действительна только в том случае, если предполагается аддитивное действие генов и отсутствие инбридинга.

Пример 1: $n = 3$; $h^2 = 0,4$.

$$\frac{n-1}{2n} = \frac{2}{6} = \frac{1}{3} < 0,4.$$

В этом случае величина семьи слишком мала и индивидуальный отбор выгоднее отбора по семьям.

Пример 2: $n = 6$; $h^2 = 0,4$.

$$\frac{n-1}{2n} = \frac{5}{10} > 0,4.$$

Здесь индивидуальному отбору следует предпочесть отбор по семьям.

При испытаниях потомства родителей, состоящих в родстве между собой (инбридинг), эта формула соответственно изменяется.

Благодаря тому что в птицеводстве имеется возможность оценить группы потомства и группы братьев и сестер, здесь почти совсем не проводится преимущественно при комплектовании родительских пар.

В современном товарном птицеводстве отпала необходимость в оценке продуктивности, которые имеют значение для обычной выбраковки несушек, является объективное определение продуктивности оцениваемых животных, их братьев и сестер и их потомства.

Селекция и подбор пар

В практической программе селекции планируется, как правило, учет нескольких признаков продуктивности. Несмотря на то что одновременная селекция по различным признакам уменьшает эффект селекции по отдельному признаку, рекомендуется в интересах непрерывного общего развития одновременно учитывать все важнейшие признаки продуктивности. С увеличением числа селекционируемых признаков должна быть расширена база селекции, то есть усилена интенсивность последней.

Оптимальный общий эффект селекции определяется с помощью селекционного индекса. В соответствии с генетическими и экономическими условиями, создавшимися в каждом отдельном случае, данные, полученные по отдельным признакам продуктивности, группируются соразмерно с их удельным весом таким образом, что племенная ценность каждого животного в отношении всех предусмотренных целью разведения признаков может быть выражена лишь одним единственным индексом (Ле Рой, 1955). Если же отказаться от вычисления селекционного индекса, то животновод может распределить животных по классам племенной ценности на основе результатов испытаний с учетом средних показателей семьи и индивидуальных показателей.

Успех селекции решается в большей мере ее интенсивностью. При отборе собственно племенных животных для племенных линий интенсивность селекции должна составлять 10—15%, а это означает, что размер семьи не должен превышать 7—10 голов (полных сестер). Наряду с племенными линиями в каждом племенном хозяйстве содержится, как правило, основное стадо для производства цыплят и курочек без контроля происхождения. За счет доходов от реализации полученного здесь потомства возможно хозяйственное использование племенных линий. При ежегодном ремонте племенного стада, за счет проверенного по продуктивности потомства из племенных линий, необходима интенсивность селекции 50—70%, в зависимости от общего качества птицы и возрастного состава племенного стада. Следовательно, племенное стадо может быть в 5—10 раз больше, чем поголовье линейных несушек. Однако при таком соотношении недостаточно используется племенной материал, получаемый при систематической работе с линиями. Дальнейшее размножение птицы, поступающей из племенного стада в течение одного поколения, является не только экономической необходимостью, но и представляет интересные возможности с точки зрения селекции. Наиболее выгодно выделить для этого специальную ферму (хозяйство), причежегодный ремонт маточного стада производить за счет птицы, поступающей в продажу из племенных хозяйств, а племенных петухов покупать в другом племенном хозяйстве. Благодаря подбору неродственного племенного материала репродуктивное хозяйство, не проводя собственных испытаний, может давать птицу, качественно не уступающую той, что разводится в племенных хозяйствах.

При разведении по принципу минимальной степени родства или совсем либо спаривание животных с минимальной степенью родства или совсем неродственных.

Можно считать, что у птицы наиболее выгодные признаки продуктивности связаны в генетическом отношении преимущественно с гетерозиготностью,

однако большинство хозяйственно полезных признаков подвержены инбридинг-депрессии. Поэтому инбридинг никогда не может быть конечной целью разведения. Однако в самом начале племенной работы на стадии так называемого очищения инбридинг с успехом применяется для выявления и устранения нежелательных признаков в незнакомом племенном материале. В настоящее время инбридинг применяется в качестве подготовительной стадии к последующему скрещиванию инбредных линий.

Хотя в рамках замкнутого племенного хозяйства вряд ли возможно спаривать продолжительное время животных, которые бы в своей родословной не имели ни одного общего предка, все же при разведении чистых пород стремятся спаривать между собой только неродственных животных или животных, состоящих в отдаленном родстве. Достаточно учитывать родство до второго или до третьего поколения предков. В замкнуто функционирующем в течение нескольких лет племенном хозяйстве, насчитывающем около 80 кур и 8 петухов (8 линий), степень гетерозиготности, согласно известной формуле Райта, ежегодно снижается приблизительно на 1,7%.

$$\Delta F = \frac{1}{8M} + \frac{1}{8W} = \frac{1}{64} + \frac{1}{640} \approx 1,7\%.$$

Такое снижение гетерозиготности имеет место при условии встречи родительских пар по принципу случайности, но в хозяйстве, где по возможности избегают спаривания близкородственных животных, оно еще на 0,2—0,5% ниже. Для более мелких племенных хозяйств система спаривания, которая преследует цель избежать увеличения степени инбридинга, представляет во всяком случае значительно меньше риска.

Надежность сравнения используемых линейных петухов может быть повышена за счет комплектования маточных групп отдельных линий не слишком однородным с точки зрения племенной ценности и происхождения материалом.

Практическое разведение

Для планирования племенной работы в хозяйстве решающими являются не только те принципы, о которых говорилось выше. Программа разведения должна сочетаться также с техническими возможностями хозяйства. Одно из важнейших значений имеет размер хозяйства. Как уже указывалось, в замкнуто функционирующем в течение нескольких лет хозяйстве должно быть не менее 6—8 племенных линий с 60—80 линейными несушками. Для этого хозяйство должно иметь 800—1000 несушек в зимнее время. Существование более мелких производственных мощностей возможно лишь при условии очень тесного сотрудничества нескольких хозяйств.

Улучшение методов разведения представляет некоторые возможности и для мелких хозяйств в том смысле, что они смогут отчасти компенсировать недостатки, связанные с небольшими размерами поголовья птицы. Например, в таком хозяйстве будут всегда стремиться воспользоваться преимуществами селекции по семьям в сочетании с индивидуальной селекцией на основе семей полных братьев и сестер. Следовательно, предпосылкой для племенной работы в таком хозяйстве является тщательный контроль за происхождением. При этом интерес селекционера постепенно направляется на легче дифференцируемые стороны продуктивности несушек. Что же касается опасности быстрого увеличения степени инбридинга, то во избежание этого можно при известных обстоятельствах использовать в одной линии одновременно двух петухов (полных братьев).

Без сомнения, последовательное использование в одной линии двух или более петухов будет способствовать расширению селекционной базы. Следовательно, если мы имеем 6 линий, то испытания будут проходить 12 или даже 18 петухов. Одновременно повышается надежность оценки женских семей, так как при этом значительно снижаются специальные, не обусловленные аддитивным действием генов эффекты сочетаемости между отдельными особями в роди-



Рис. 180. Надежный контроль происхождения—важнейшая предпосылка систематической племенной работы (выводной лоток для отдельных семейств и маркировка цыплят).

тельском поколении. При такой насыщенной программе разведения от каждого петуха надо получить не менее 50 дочерей, что, как правило, достигается при сборе яиц для инкубации через каждые 14 дней. Для того чтобы было больше уверенности в отношении происхождения яиц, необходимо между используемыми в одном гнезде петухами придерживаться интервала от 10 до 15 дней. Возникающие при этом различия в возрасте надо учитывать при более поздней оценке потомства и по возможности вносить поправки на этот фактор.

Работа с большим числом племенных линий может быть в зависимости от обстоятельств несколько упрощена. В селекции мясных пород птицы, где влияние отца на различные признаки телосложения сильнее, чем матери, можно получить интересные результаты уже при сочетании отбора по семьям с индивидуальным отбором на основе семей полусестер без учета происхождения по материнской линии. Тем самым в значительной мере упрощается учет яйценоскости в племенных линиях, а также учет выводимости и последующая обработка полученных результатов. Если в плане разведения преимущественное значение отводится петухам, необходимо обязательно обращать внимание на то, чтобы к сравниваемым петухам подбирались по возможности равноценные группы несушек.

Чтобы обеспечить бесперебойное протекание производственного процесса, хозяйство должно отвечать определенным требованиям и в техническом отношении. В первую очередь требуется достаточное количество небольших секций для размещения отдельных племенных гнезд (линий). Каждая такая линия состоит из 12—15 кур с одним петухом, поэтому их удобно размещать в небольших, отгороженных одна от другой секциях площадью не менее 6 м². В каждой секции должно быть достаточно кормушек и поилок и необходимое число контрольных гнезд для кладки яиц. От контрольных гнезд можно отказаться лишь в том случае, если во всех последующих испытаниях не будет учитываться происхождение по материнской линии. С другой стороны, с помощью непрерывного контроля и отметки каждого яйца можно установить его происхождение с материнской и с отцовской сторон. Климатические условия в племенных секциях должны возможно меньше отклоняться от тех условий, при

которых животные содержались до селекции, чтобы не вызвать понижения продуктивности или даже ее прекращения.

Возможности для инкубации яиц должны быть такими, чтобы в течение 4—8 недель, в зависимости от планируемых размеров семей, можно было инкубировать все яйца. Обычно закладка яиц в инкубатор происходит раз в неделю. По возможности ранний контроль за оплодотворением позволяет в случае необходимости выбраковать со временем отдельных бесплодных несушек или несушек с плохой оплодотворяемостью. Поэтому рекомендуется вначале держать немного больше несушек, чем это требуется для получения от них желательного числа семей. В случае если все куры данного гнезда несут неоплодотворенные яйца, необходимо иметь в резерве нескольких петухов. Это должны быть только родные братья отобранных для гнезд петухов.

Ответственный момент для контроля по происхождению наступает при выводе цыплят. Уже при перекладывании яиц из инкубационных шкафов в выводные (обычно на 18-й день) надо яйца каждой несушки складывать отдельно. Метят цыплят целыми семьями. Наиболее употребительна крыловая метка с номером цыпленка, сохраняющаяся в течение всей жизни.

Точное число необходимых от каждой линии закладок в инкубатор нередко определяется лишь во время инкубации, когда первые результаты выводимости покажут, за сколько закладок можно получить желательное число потомства. Нередко в зависимости от яйценоскости, оплодотворяемости и выводимости первоначальный план инкубации изменяется.

Непосредственно после получения результатов инкубации начинается сбор данных для определения потерь при выращивании. Для большей надежности этих результатов рекомендуется при разведении яйценоских пород выращивать в первые два или три месяца не только курочек, но и петушков. Помещения для выращивания должны быть пригодны для выращивания по выводам, но в условиях возможно одинаковых для всех выводков. Если в рамках программы селекции по мясным качествам требуется определить и оплату корма, то группы полубратьев и полусестер должны содержаться отдельно в специальных батареях для выращивания и откорма. В зависимости от программы селекции первые взвешивания птицы начинают с возраста 5—12 недель. Их можно связать с оценкой оперения и возможными измерениями отдельных частей тела. При индивидуальной селекции преимущественно по живому весу необходимы и индивидуальные взвешивания. При разведении мясных пород индивидуальные взвешивания позволяют оценить еще и уравненность потомства, что очень важно для оценки эффективности откорма.

Данные, полученные по выводимости, проценту отхода молодняка, приростам, оплате корма и другим измерениям, создают основу для первого **предварительного отбора**. Здесь в первую очередь выбраковывают всех петухов, чьи семьи не показали требуемых для племенной птицы результатов выращивания. Там, где селекция по семьям происходит только на основе оценки семей полубратьев и полусестер (например, мясные породы), можно при известных обстоятельствах выбраковывать потомство целой линии. Напротив, между семьями полных братьев и сестер семейная селекция не проводится, так как тем самым будет искажена более поздняя оценка групп полубратьев и полусестер. Отдельные животные не могут ни в коем случае произвольно исключаться из дальнейших испытаний, потому что как раз плохие семейства получили бы вследствие таких манипуляций бесконтрольно завышенную оценку.

После этих первых предварительных испытаний необходимо наряду с неотсеleccionированными курочками (контрольное стадо) выращивать дальше и большую часть петушков (в зависимости от программы испытаний и последующей интенсивности селекции) — 20—40% исходного поголовья. Только результаты продуктивности их сестер позволят позднее провести окончательный отбор.

У молодняка испытание продуктивности наступает вместе с началом яйцекладки. К этому времени они должны быть переведены в птичники (если воз-



Рис. 181. Полностью автоматизированное клеточное содержание несушек.

можно, после экстенсивного выгульного содержания), где ведется индивидуальный учет яйценоскости. Групповой учет возможен лишь при соответственном планировании селекции и требует размещения относительно маленьких групп (например, групп полусестер). Клеточное содержание несушек позволяет значительно сократить объем работ по учету яйценоскости, однако такая крайне интенсивная форма содержания приемлема для племенных несушек лишь в том случае, если и позднее, во время использования на племя, они останутся в клетках. Перевод такой птицы на обычное содержание в птичнике связан в большинстве случаев со значительными нарушениями и потерями. Клеточное содержание племенных несушек требует, в свою очередь, искусственного осеменения, однако этот метод для практики племенного хозяйства пока еще слишком трудоемок.

При разведении мясных пород в дополнение к испытаниям мясных качеств требуются обязательные испытания яйценоскости. Эти испытания могут проводиться по аналогии с испытаниями по оплате корма, то есть групповым методом, чтобы в пределах групп полусестер можно было отобрать лучших особей. Одновременно с учетом продуктивности ведутся определения веса яиц и их качества.

Учет отхода птицы ведется непрерывно начиная с первого дня жизни до окончания испытаний продуктивности. При краткосрочном учете продуктивности рекомендуется даже продолжить испытания жизнеспособности сверх программы по меньшей мере до конца первого года яйцекладки.

Типы скрещивания

В современном птицеводстве выведение гибридов получило большое значение. В основе этого метода лежит эффект гетерозиса. Однако из этого не следует, что разведение чистых пород теряет свое значение. Залогом успешного скрещивания есть и будет наличие хороших чистопородных животных. Нельзя также считать, что любой тип скрещивания даст желаемый резуль-

тат и полученные помеси будут лучше, чем участвующие в скрещивании родительские формы. Только систематический подбор подходящих комбинаций приводит к цели.

Эффект гетерозиса является с точки зрения генетики неаддитивным действием генов, которое можно получить снова и снова повторным спариванием соответствующих родительских форм и которое не передается от гибридов последующему потомству как закрепленный в их наследственности признак. Спаривание гибридов между собой приводит, как правило, к большим генетическим расщеплениям и тем самым к очень неравноценному потомству. Поэтому целью сочетания пород и линий являются, как правило, так называемые промышленные скрещивания, в результате которых получают птицу с хорошей яйценоскостью или мясной продуктивностью, а не для дальнейшего использования на племя.

В связи с этим наметились проблемы, которые возникают, если эффект гетерозиса используется при так называемом освежении крови в пределах чистопородного разведения. Очень часто купленные линейные петухи неправильно оцениваются на основе их потомков, и последние уже после первого года слишком широко используются на племя. Лишь во втором и третьем поколениях потомков может при известных обстоятельствах выясниться, что первоначальная оценка петуха была завышена в результате проявившегося эффекта гетерозиса и для улучшения племенного поголовья он не может быть использован. Поэтому вводить в стадо новых животных той же породы нужно с большой осторожностью. Чем выше отселекционирована исходная популяция, тем больше риска. Прежде чем включить потомство от закупленных животных в общее стадо, следовало бы разводить его вплоть до второго или третьего поколения «в себе», не проводя вначале строгой селекции. В более мелких хозяйствах рекомендуются скрещивания с материнской стороны, чтобы не подвергать одновременно риску дополнительного эксперимента большую часть стада.

Принципиально другим является получение товарных помесей. Здесь стремятся максимально использовать эффект скрещивания. С наибольшим успехом в настоящее время используют межпородные скрещивания. Для увеличения яйценоскости скрещивают главным образом две различные породы, в то время как для получения мясной продукции частично перешли к скрещиванию кур мясной породы с помесными петухами, полученными от скрещивания двух других мясных пород.

Для непрерывного улучшения помесей необходимо постоянно проводить проверки на сочетаемость. Для этого наиболее выгодно пользоваться методом так называемой реципрокной непрерывной селекции. На основе результатов испытаний одного помесного поколения, полученного от линейного скрещивания, для дальнейшей селекции обеих исходных пород берутся только те животные, которые дали лучших помесей. В дальнейшем в линиях обеих чистых пород получают попеременно в один год помесей, в другой год чистопородную птицу. На практике этот способ может быть несколько упрощен, например, в такой форме, что реципрокная селекция ведется только на одну из исходных пород, участвовавших в скрещивании, в то время как другая порода развивается независимо, как стандартная линия. Известное из овцеводства переменное скрещивание применяется иногда и в птицеводстве. Оно дает то преимущество, что обе исходные породы, сочетание которых оказалось удачным, могут использоваться и в дальнейшем, но при этом помесные куры каждого поколения попеременно скрещиваются с петухами, исходных пород.

Максимальное использование эффекта гетерозиса надеются получить посредством скрещивания инбредных линий. Многочисленные линии различных пород инбредятся в течение нескольких поколений при условии строгого отбора. Из большого числа первых опытных скрещиваний выбираются лучшие простые сочетания линий, чтобы еще раз испытать их пригодность к скрещиванию. Конечный продукт представляет собой, таким образом, комбинацию четырех различных инбредных линий. Скрещивание инбредных линий

проводится по тому же принципу, что и селекция гибридной кукурузы, и тревыведения таких гибридов в птицеводстве, по существу, те же, что и при лучшем чистопородном разведении. Тем не менее мы вправе предположить, что использование эффекта гетерозиса еще не исчерпало всех своих возможностей.

Централизация испытаний продуктивности

Необходимость сравнивать между собой популяции различных хозяйств возникает преимущественно по двум причинам:

- 1) в связи с вполне обоснованным желанием покупателя иметь представление о разнообразных качествах племенного материала и
- 2) в связи с тем, что для самого птицевода важно и необходимо знать какими преимуществами и недостатками обладает принадлежащая ему птица по сравнению с другими племенными стадами.

Такая сравнительная оценка отдельных стад особей необходима в условиях тесного сотрудничества нескольких мелких племенных хозяйств. Это же необходимо для того, чтобы можно было давать птицеводам рекомендации по племенному делу. Однако по причинам, упоминавшимся ранее, для объективного сравнения племенных хозяйств мы не можем воспользоваться теми данными, которые получены в самих хозяйствах. Такое сравнение возможно лишь при централизованных испытаниях продуктивности.

Для того чтобы на станциях по испытанию продуктивности были получены вполне приемлемые результаты, необходимо:

- 1) чтобы группы поставленных на испытания особей из сравниваемых хозяйств были достаточно типичными для хозяйства;
- 2) чтобы все группы проходили испытания в равноценных условиях окружающей среды (кормление, содержание и т. д.).

Для выполнения первого требования нет необходимости ставить на испытание всех животных стада. От каждого стада берется лишь выборка. Если хотят получить совершенно безошибочное представление о данном стаде, то эта выборка должна быть абсолютно случайной и достаточно большой. Второе требование выполнимо в том случае, если все животные будут содержаться в одинаковых условиях.

Возраст птицы при постановке ее на испытания зависит от того, по каким признакам продуктивности будут проводиться испытания и каковы практические задачи контрольной станции. В принципе рекомендуется начинать испытания с инкубируемых яиц. Тогда они будут всесторонними и значительно облегчат взятие выборочных проб. Проще всего было бы взять из общего количества инкубируемых яиц одного племенного стада действительно случайно выбранную пробу. При этом исключаются возможные влияния инкубации и испытываемые группы не будут подвергаться влиянию смены хозяйств. И вообще птицеводу легче отдать 150—200 яиц, чем то же число цыплят или молодых.

Согласно последним данным, группа для испытаний яйценоских пород должна состоять не менее чем из 50 молодых. Размер группы зависит, конечно, от того, какие признаки продуктивности будут испытываться, и от степени точности, которая требуется при определении отдельных признаков. Если испытания ограничиваются признаками продуктивности, обладающими высокой наследуемостью, то размеры групп должны быть несколько меньше, чем, например, при испытаниях по признакам жизнеспособности. В этом смысле должна также учитываться и уравненность сравниваемых групп. Если при испытаниях мясной продуктивности, кроме привесов, учитываются оплата корма и отходы при выращивании, то группы должны состоять не менее чем из 100 голов птицы.

Испытания продуктивности на станциях проводятся по тому же принципу, что и в племенном хозяйстве. При испытаниях яйценоскости ведется либо

групповой, либо индивидуальный учет с помощью специальных контрольных гнезд. Преимущество последнего способа учета заключается в том, что он позволяет распределить всю птицу в контрольном хозяйстве по принципу случайности, обеспечивая тем самым уравненность условий, однако он более трудоемок. Групповой контроль, напротив, позволяет получить данные по оплате корма, но делает невозможными испытания уравненности всех коллективно определяемых признаков. В настоящее время испытания яйценоскости охватывают, как правило, период свыше 500 первых дней жизни птицы.

Если нет центральной контрольной станции, то испытания могут быть проведены по той же программе в самих племенных хозяйствах. Чтобы было выполнено требование в отношении создания одинаковых условий внешней среды, каждую группу одного происхождения надо разделить на подгруппы и распределить их по всем контрольным хозяйствам. Однако из-за минимальных размеров таких подгрупп применение этого способа довольно ограничено. Кроме того, случайное взаимодействие между генотипом и средой может существенно нарушить надежность этих испытаний. В то же время они имеют и одно неоспоримое преимущество: так как в каждом контрольном хозяйстве на испытания поступают группы, составленные по единому в отношении происхождения принципу, то в результатах испытаний этих групп будут отражены специфические для каждого отдельного хозяйства внутрипроизводственные условия. Если в контролируемых и контрольных хозяйствах эти условия идентичны, то это обстоятельство может послужить основой для тесного сотрудничества как в вопросах разведения, так и в общих хозяйственных вопросах.

Несмотря на большую ценность проводимых на специальных контрольных станциях испытаний продуктивности, они не освобождают племенные хозяйства от обязательных испытаний продуктивности внутри хозяйства.

VII. Кролики и пушные звери

Проф. д-р И. Иоганссон

*Институт генетики домашних животных Королевской
сельскохозяйственной высшей школы Швеции, Уппсала*

Некоторые виды домашних животных разводят исключительно (или преимущественно) для получения меха. Так, кроликов (*Oryctolagus cuniculus*) разводят для получения и мяса и меха, а ангорских кроликов — для производства пуха. В связи с тем, что разведение этих животных отличается некоторыми особенностями, в первую очередь в отношении физиологии размножения, мы посвятим обсуждению этих вопросов специальный раздел.

К р о л и к

Наступление половой зрелости у кролика зависит от двух обстоятельств — от породы и от времени года и кормления. Крупные породы, например бельгийский великан, становятся половозрелыми позднее, чем мелкие, у которых физическое развитие завершается несколько раньше. У самцов половая зрелость наступает в возрасте 4—6 месяцев, у самок — 5—8 месяцев. Животные, родившиеся осенью или в начале зимы, становятся половозрелыми несколько раньше, чем те, что рождаются весной и летом. Путем усиленного кормления в период выращивания наступление половой зрелости можно ускорить. Кролики, как известно, могут спариваться в любое время года, однако важнейшим периодом для их размножения являются весна и начало лета. В период с сентября по декабрь половая потенция как самцов, так и самок обычно весьма невелика. Охота у половозрелой крольчихи не отличается такой периодичностью, как у самок более крупных домашних животных. Это обу-

словлено тем, что овуляция происходит не спонтанно, а вызывается спариванием. Оргазм побуждает переднюю долю гипофиза к выделению в кровь гонадотропных гормонов, которые способствуют быстрому росту фолликулов, заканчивающемуся овуляцией приблизительно через 10 часов после спаривания.

Если самок в охоте держать в одной клетке, то они обычно вспрыгивают одна на другую, в результате чего может быть вызван оргазм и произойдет самка реагирует так, как если бы она забеременела, возникает так называемая псевдобеременность. Последняя является результатом образования обладающих функциональной способностью желтых тел, которые сохраняются в течение 2—3 недель. В конце периода псевдобеременности крольчиха начинает готовить гнездо и выщипывать пух на животе, как бы готовясь к окролу. Но новая овуляция может произойти не раньше, чем резорбируются желтые тела. Следовательно, самок, находящихся в охоте, держать в одной клетке не следует.

На время случки самку лучше подсаживать в клетку к самцу, а не наоборот, так как в противном случае самец не сразу покрывает самку, а вначале осматривает клетку, кроме того, самка может принять пришельца за чужака и кусать его. Если самка находится в охоте, то спаривание происходит почти сразу же после того, как ее впустили в клетку к самцу. В момент оргазма, вызванного извержением семени, самец издает шипящий звук и падает с самки, что свидетельствует о нормальном прохождении акта совокупления. Обычно для наступления беременности одного покрытия вполне достаточно. В начале случного сезона, а также в том случае, если самец долго не использовался в случке, он может покрыть самку дважды, так как в первом эякуляте нередко бывает низкая концентрация сперматозоидов. В этом случае лучше всего исследовать семя самца под микроскопом. Половозрелый самец может покрывать от двух до трех самок в день и использоваться в случке в течение нескольких дней подряд. При проведении так называемой пробы на истощение оказалось, что результат оплодотворения явно ухудшается лишь после 10—15 покрытий, выполненных через короткие промежутки времени. В нормальных условиях оплодотворение происходит в течение четырех часов после овуляции. Предполагают, что сперматозоиды сохраняют жизнеспособность в половых органах самки в течение 25—30 часов.

Кроликов можно легко осеменять искусственно, но применение искусственного осеменения ограничивается лишь экспериментальными целями.

Число овулировавших в одну овуляцию яйцеклеток и соответственно величина приплода зависят от породы (табл. 24) (по Грегори, 1932).

Таблица 24

| Порода | Средний живой вес самок, кг | Число яйцеклеток, овулировавших за одну овуляцию | Число крольчат в помете | Число крольчат в % к числу яйцеклеток |
|-------------------------|-----------------------------|--|-------------------------|---------------------------------------|
| Бельгийский великан . . | 5,6 | 12,9 | 10,2 | 79 |
| Горностаевый | 1,5 | 4,0 | 3,2 | 81 |
| Шиншилла | 3,6 | 9,2 | 7,0 | 76 |

При сравнении самцов крупных, средних и мелких пород оказалось, что продукция семени в общем и целом пропорциональна живому весу животного, хотя концентрация семени у самцов мелких пород выше (Венге и Фрехлих, 1951). Такие нормальные колебания объема семени и концентрации спермиев не отражаются на величине приплода.

Если самка после покрытия убегает от самца и при этом издает жалобный звук, то ее можно считать (условно) оплодотворенной. Нередки случаи, когда

беременные самки охотно подпускают самца. В последнюю неделю беременности молочные железы самки набухают, а в течение двух последних недель через брюшную стенку прощупываются зародыши.

Период беременности длится в среднем 31 день, у крупных пород несколько дольше, чем у мелких. Стандартное отклонение составляет примерно один день. У одной и той же породы при рождении больших пометов период беременности может быть на 1—2 дня короче. Если период вынашивания меньше 28—29 дней, то детеныши рождаются нежизнеспособными, а при затянувшейся беременности (34—35 дней) — в большинстве случаев мертвыми.

На следующий день после окрола самка уже подпускает к себе самца, и такая случка ведет обычно к овуляции и беременности. Если самка выкармливает большой приплод, то на вторую или третью неделю новой беременности плоды погибают и рассасываются. В то же время если самка приносит одного или немного крольчат и получает достаточно корма, то новая беременность

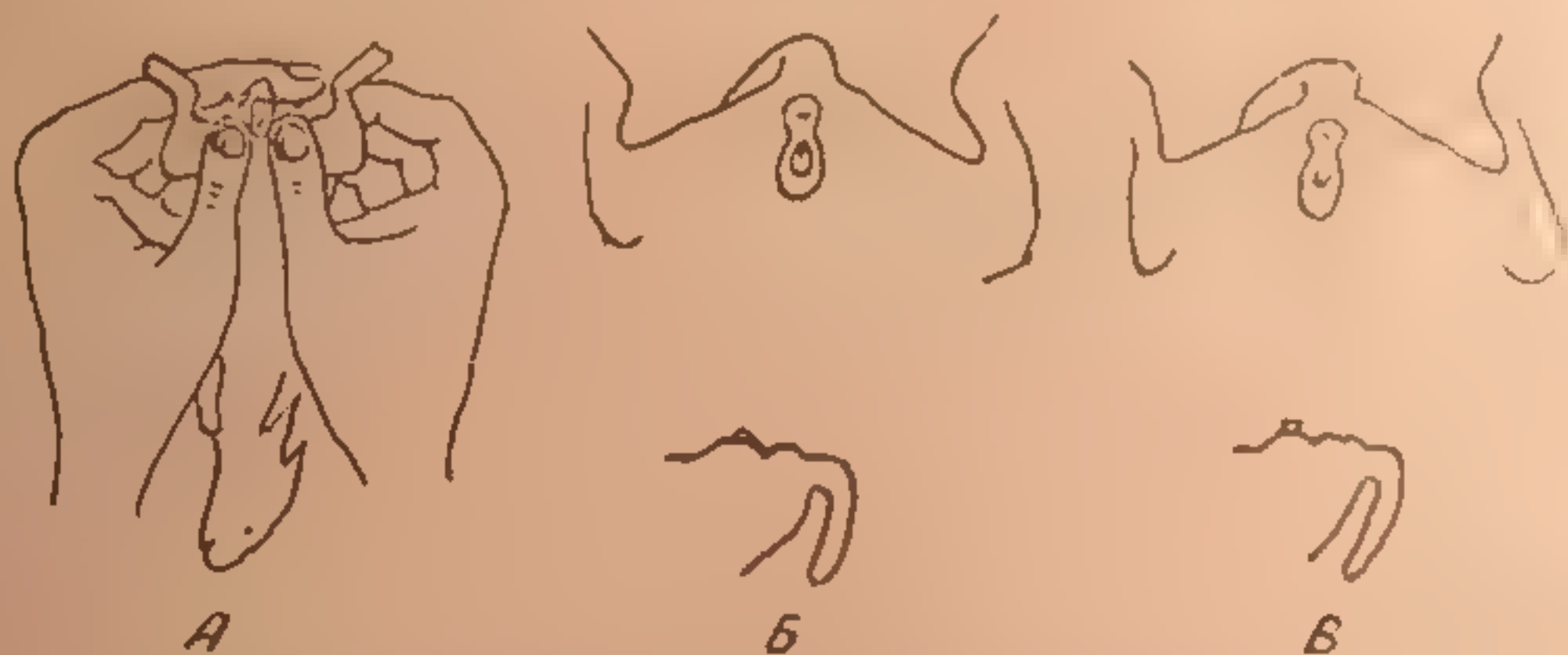


Рис. 182. Определение пола у крольчат:

А — половое отверстие нажимом больших пальцев выворачивается наружу; Б — самка и В — самец; сверху — вид половых органов сверху; внизу — вид сбоку.

может быть совмещена с лактацией. Через несколько дней после окрола в разгаре лактации, самка, как правило, уже не подпускает самца. Лучше всего случать самок после отъема крольчат, то есть когда они достигнут возраста 6—8 недель. Обычно вскоре после отъема самка вновь подпускает к себе самца. В нормальных условиях можно получать по четыре окрола в год.

Молочность и плодовитость самок в среднем возрастают от первого до третьего-четвертого окрола. Крольчиха может давать приплод до 4—5-летнего возраста. Самец может быть использован на племя до 6—7-летнего возраста. Воздержание от спаривания может повлиять на воспроизводительные функции самки и в известных случаях может стать причиной абсолютного бесплодия. После гибели яйцеклетки фолликулы продолжают существовать и подвергаются затем цистической дегенерации. Самка с цистически перерожденными яичниками не овулирует после спаривания и, следовательно, не может забеременеть. Самки, которые долгое время находились в охоте, имеют обычно сильно вспухшие и гиперемированные наружные половые органы.

Определить пол крольчат можно непосредственно после рождения. У самцов расстояние между анальным и половым отверстиями больше, чем у самок, и если последнее нажатием больших пальцев вывернуть наружу, то у самки форма его будет овальной, а у самцов — круглой (рис. 182).

Половой орган самца после выворачивания можно совершенно отчетливо увидеть лишь после наступления половой зрелости. Чтобы легче было установить пол у новорожденных крольчат, прибегают к помощи лупы. Самцов, которые не используются на племя, лучше всего кастрировать, чтобы их можно было держать вместе в одной клетке. Кастрацией достигается уменьшение расхода корма на 1 кг привеса, а также исключается возможность драки между самцами. После опущения семенников в мошонку при наступлении половой зрелости кастрацию сделать легко.

Н у т р и я

Нутрия достигает половой зрелости в возрасте 6—8 месяцев. Охота, сопровождающаяся опуханием наружных половых органов, происходит в любое время года и длится 1—4 дня. У неоплодотворенных самок она повторяется через 3—4 недели. В условиях Северо-Западной Европы нутрия чаще всего дает приплод в конце зимы и весной. Средняя продолжительность беременности составляет 130 дней. Самка дает обычно два помета в год в среднем по 4—5 детенышей в помете (с колебаниями от 1 до 9) и, как правило, может давать приплод до 4—5 лет. Она имеет 4 пары сосков, расположенных по бокам вдоль спины — результат приспособления животного к жизни в воде. На воле нутрия живет большими колониями, но внутри колоний самцы и самки живут парами. Тем не менее при содержании в клетках возможно использование полигамного размножения. Детеныши рождаются хорошо развитыми и покрыты густой шерстью. В возрасте нескольких дней они пробуют плавать и уже через неделю могут поедать жесткую пищу. В 2—3 месячном возрасте их можно отделить от матери.

Ш и н ш и л л а

Шиншилла достигает половой зрелости в возрасте 6—8 месяцев. Период беременности длится примерно 110 дней, самка дает 2—3 помета в год по 1—4 детеныша в помете. Как и крольчиха, самка шиншиллы подпускает к себе самца в первый день после распада, в результате чего может наступить новая беременность. Обычно шиншилле держат парами; однако они легко приспособляются и к полигамному размножению.

Л и с ц а

Самка приходит в охоту лишь один раз в год. Овуляция происходит независимо от того, была самка покрыта или нет. У серебристо-черной лисы гон начинается в конце января и длится до начала апреля, причем наибольшая половая активность наблюдается в конце февраля и в начале марта. У более молодых самок (в возрасте 12 месяцев) охота наступает несколько позднее, чем у старших. У голубого песца гон начинается в конце февраля и длится до середины апреля. У серебристо-черной лисы течка продолжается обычно 2—3 дня, у голубого песца — 2—7 дней. За несколько недель до течки наружные половые органы опухают и достигают максимальной величины за несколько дней до начала течки; это особенно заметно у самок голубого песца. Спаривание будет наиболее эффективным, если оно произойдет примерно в середине периода охоты. Если самок случают в начале этого периода и если охота продолжается 3 дня или больше, то случку необходимо повторить; это уменьшит число прохолостевших самок. Исследование под микроскопом выделений из половых органов позволяет приблизительно установить время овуляции и тем самым выяснить, когда надо проводить случку. Во время течки, непосредственно перед овуляцией выделения имеют творожистую консистенцию и содержат ороговевшие эпителиальные клетки. Непосредственно после овуляции в выделениях появляется большое число белых кровяных телец (лейкоцитов) (рис. 183). Случать самок надо в стадии эпителиальных клеток. После появления в выделениях лейкоцитов течка, как правило, заканчивается и наступает затем лишь в следующем году. Исследовать выделения очень легко. Для этого их снимают с половых органов маленькой ложкой, размазывают на предметном стекле, фиксируют 95%-ным раствором спирта, окрашивают гематоксилином и эозином и затем исследуют при увеличении в 50—100 раз.

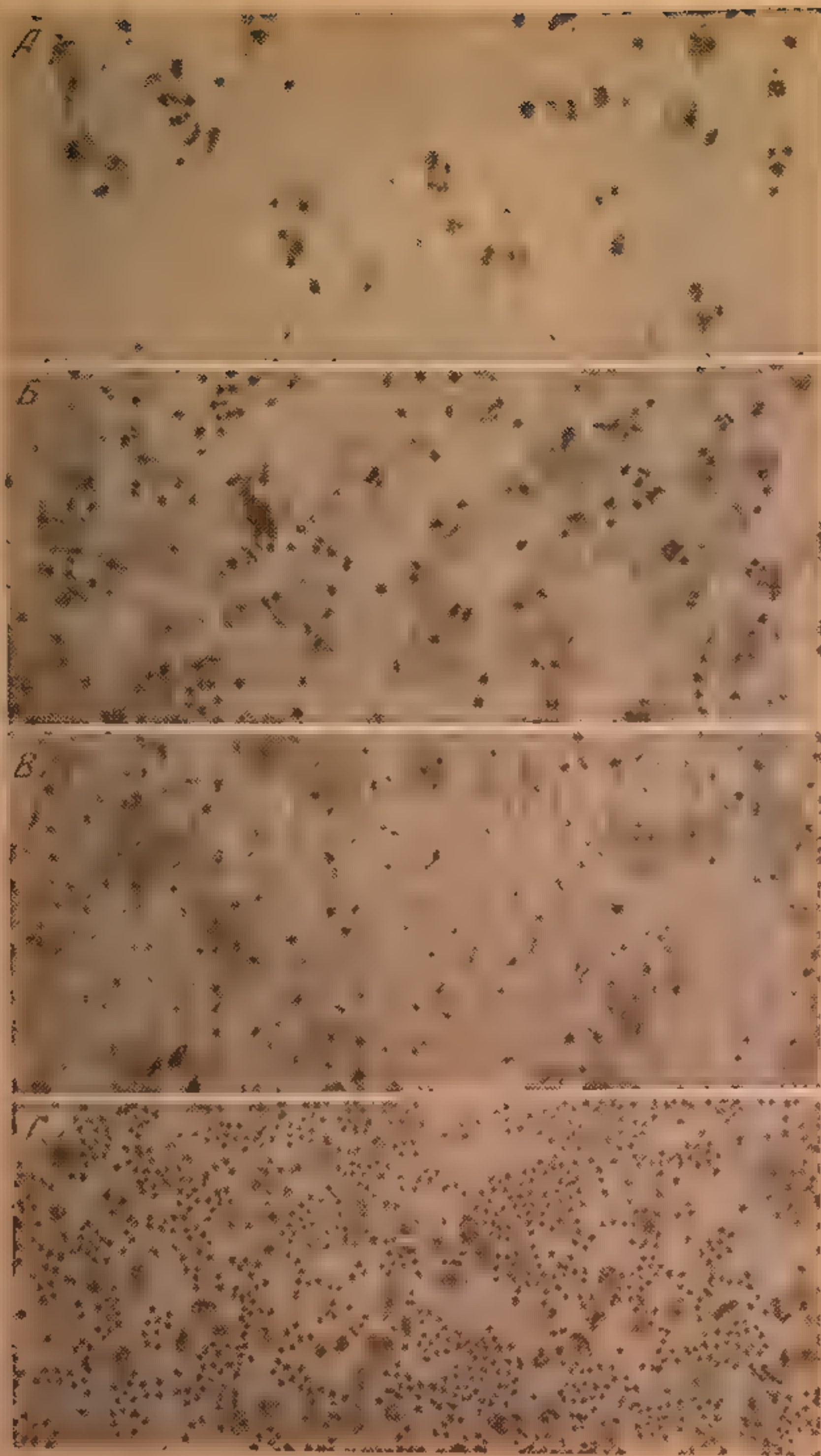


Рис. 183. Влагалищный секрет у серебристо-черной лисицы на различных стадиях полового цикла ($\times 100$):

А — за 2 дня до течки — появление ороговевающих эпителиальных клеток; Б — первый день течки — большое количество эпителиальных клеток, творожистый секрет; В — второй день течки, непосредственно после спаривания — в секрете находят эпителиальные клетки и сперматозоиды; Г — через 1—2 дня после окончания течки — в секрете содержится большое количество лейкоцитов и отдельные круглые эпителиальные клетки с ядрами (по Ноганссону, 1941).

Акт спаривания длится в среднем около 30 минут. Половой член самца снабжен пещеристым узлом, который при совокуплении набухает и не может быть извлечен из половых органов самки. После первой волны эякуляции самец спадает с самки и поворачивается так, что оба животных стоят друг к другу задом. Такое положение сохраняется до конца акта спаривания. С одной стороны, этот «замок» (склеивание) препятствует, вероятно, вытеканию семени, которое извергается в передней части влагалища, с другой стороны, он имеет значение для возникновения оргазма у самки и тем самым способствует транспортировке семени к яйцеводу.

Нормальный акт спаривания должен длиться не менее 10 минут. Средняя продолжительность беременности составляет 52 дня с колебаниями от 49 до 55 дней. Можно рассчитывать на то, что от 85—90% всех покрытых самок будет получен приплод. Число детенышей в помете колеблется у серебристо-черной лисицы от 1 до 10 (в среднем 4,5). Голубой песец более плодовит; гренландский голубой песец приносит 8—9 детенышей в помете, а аляскинский — в среднем 10. Смертность молодняка составляет обычно 10—20%. На 4—5 самок держат одного самца. Каждая клетка должна иметь нору, которой самка пользуется во время расплода. В возрасте примерно 3 недель щенята могут принимать твердую пищу. От матери их отнимают в возрасте около 7 недель.

Н о р к а

Норки спариваются весной, чаще всего в мае. Овуляция вызывается спариванием и происходит через 36—48 часов после него. В некоторых случаях овуляцию может вызвать предварительная игра самца с самкой, не завершившаяся актом совокупления. Рост фолликулов и созревание яйцеклеток происходит во время полового сезона периподически; каждый период длится примерно одну неделю. Если самка в разгар охоты не была покрыта, то яйцеклетки отмирают и фолликулы претерпевают обратное развитие, после чего начинает расти новая серия фолликулов. То же происходит и в том случае, если самка

была покрыта и произошла овуляция, потому что желтые тела развиваются медленно и могут начать функционировать не раньше чем в возрасте 2—3 недель. Вследствие этого течка происходит волнообразно, примерно с интервалом 7 дней между ее апогеями. Спаривание не должно происходить, если самка находится в наименее активном периоде течки. В этом случае организм не может вызвать новую овуляцию, однако его достаточно для гормональной перестройки самки, так что большинство яйцеклеток, оплодотворенных в предыдущем спаривании, погибает (Ханссон, 1947). Если самка покрывается дважды с промежутком 6 дней или более, то она обычно дает детенышей от обоих спариваний (суперфетация). Иоганссон и Венге (1953) изучали этот вопрос экспериментально, дав покрыть в первый раз самок с рецессивным типом окраски самцу того же типа, а во второй раз — самцу с доминирующим типом окраски. Полученные результаты приведены в таблице 25.

Таблица 25

| Интервал между покрытиями | Число покрытых самок | Неоплодотворенные самки в % к числу покрытых | Число детенышей | | Процент от первого покрытия, % |
|---------------------------|----------------------|--|-----------------|---------------|--------------------------------|
| | | | в помете | на одну самку | |
| 1 день | 48 | 16,7 | 4,9 | 4,0 | 37,0 |
| 2 дня | 25 | 40,0 | 5,1 | 3,0 | 73,2 |
| 3 » | 14 | 21,4 | 3,3 | 2,6 | 94,1 |
| 4 » | 3 | (33,3) | (3,5) | (2,3) | (42,9) |
| 5 дней | 4 | (50,0) | (7,0) | (3,5) | (71,4) |
| 6—7 дней | 16 | 12,5 | 5,5 | 4,6 | 6,9 |
| 8—9 » | 27 | 18,5 | 5,1 | 4,2 | 14,8 |
| 10—19 » | 33 | 3,0 | 5,0 | 4,9 | 14,4 |

На следующий день после первого спаривания 76% самок вновь подпустили к себе самцов. При этом 37% приплода родилось от первого и 63% от второго спаривания. Если самки покрывались во второй раз через 2 дня, то от первого спаривания получалось 73% приплода, а при интервале 3 дня — 94%. Через 2—5 дней после первого спаривания самца подпускают лишь немногие самки. Объясняется это тем, что они находятся в наименее активном периоде течки, и результат оплодотворения оказывается плохим, так как новая овуляция не наступает, а большая часть яйцеклеток, оплодотворенных при первом спаривании, погибает. Новое спаривание через 6—7 дней или более вызывает новую овуляцию. В этом случае от 7 до 14% приплода получают от первого, а остальное — от второго спаривания.

Продолжительность беременности составляет в среднем 50 дней с колебаниями 40—72 дня и стандартным отклонением примерно 5 дней. Связь между датой спаривания и продолжительностью беременности у покрытых один раз самок показана на рисунке 184. Если самка покрывается в начале марта, то продолжительность беременности будет в среднем на 12 дней больше, чем при покрытии в конце месяца. Объясняется это замедленной имплантацией оплодотворенных яиц при покрытии в начале случного сезона. Чем раньше покрывается самка, тем дольше «растекается» бластула в матке перед имплантацией. Эмбриональная смертность в этот период очень велика (Ханссон, 1947). Поэтому от ранних покрытий получают в среднем меньшие пометы, чем от поздних. Иоганссон (1953) изучал на относительно большом числе подопытных животных из нескольких норковых ферм влияние метода спаривания на частоту беременности и величину приплода и получил при этом следующие результаты.

Если самки покрывались первый раз 10 марта или в последующие дни и второго покрытия не происходило, то многие из них оказались неоплодотворенными, а полученные пометы были относительно невелики. Это обусловлено, очевидно, высокой эмбриональной смертностью во время длительного промежутка между оплодотворением и имплантацией. Наилучшие резуль-

Таблица 26

| | Число самок | Непокры- тых са- мок, % | Холостые самки в % к покрытым | Число родившихся детенышей | | Смерт- ность в прена- тальный период, % |
|---|-------------|-------------------------------|--|-------------------------------|------------------|---|
| | | | | в помете | на одну самку | |
| Начало спаривания 10 марта | | | | | | |
| 1. Не покрывались во вто- рой раз | 103 | 2,9 | 42,0 | 4,31 | 2,47 | 16,1 |
| 2. Покрылись вторично на следующий день ¹ | 76 | — | 35,5 | 4,75 | 2,75 | 13,2 |
| 3. Покрылись вторично через 7 дней ² | 23 | — | 30,4 | 5,94 | — | 9,5 |
| 4. Покрылись вторично через 7 и 8 дней ² | 48 | — | 16,7 | 5,45 | — | 9,4 |
| Начало спаривания 20 марта | | | | | | |
| 5. Не покрывались во второй раз | 105 | 10,5 | 20,2 | 4,65 | 3,32 | 17,2 |
| 6. Покрылись вторично на следующий день | 70 | — | 12,9 | 5,03 | 3,78 | 12,2 |

¹ 24 самки не подпустили самца.

² 31 самка не подпустила самца.

таты были получены тогда, когда первое спаривание происходило относительно рано и самки покрывались вторично через 7 дней или позднее. Если до 20 марта спариваний не проводилось, то относительно много самок оставались непокрытыми; объясняется это тем, что они не достигли нового апогея



Рис. 184. Изменчивость в датах спаривания у норки. Две линии (одна из которых эмпирическая, а другая выравнена) показывают, как сокращается продолжительность беременности при более поздних спариваниях (по Ноганссону, 1958).

течки. Тем не менее вторичное покрытие на следующий день давало вполне удовлетворительные результаты.

На основании этих исследований была предложена система спаривания, которая с небольшими модификациями применяется ныне не только в странах Скандинавского полуострова, но и в Северной Америке. Суть этой системы заключается в следующем.

1. Самки покрываются в первый раз по достижении максимальной стадии течки, однако не раньше чем примерно 8 марта. Если имеется много самцов, то на следующий день самок можно случить вторично. Самок, кото-

рые в первый раз покрывались до 15—20 марта (в зависимости от возраста), надо попытаться пустить в случку спустя 7 дней. Никогда не следует самок пускать вторично в случку через 3—6 дней.

2. Самки, которые были покрыты в первый раз 20 марта или позже, могут покрываться вторично на следующий день, но не позже.

Установить течку у самки можно в первую очередь по набуханию наружных половых органов. Если в этом нет уверенности, а самку нужно случить как можно быстрее, то ее проверяют на охоту. Самки проявляют тенденцию приходить в охоту в одни и те же сроки ежегодно. Акт совокупления длится обычно довольно долго (в среднем один час, с колебаниями от нескольких минут до нескольких часов). Чтобы получить удовлетворительный результат оплодотворения, акт совокупления должен длиться не менее 12 минут (Венге, 1956).

Норка может давать приплод до 4—5-летнего возраста. Однако после трех лет средняя величина помета уменьшается.

К вопросу о разведении кроликов и пушных зверей

Селекция, инбридинг и скрещивание оказывают на кроликов и пушных зверей такое же влияние, как и на более крупных домашних животных. Опыты показали, что инбридинг-депрессия у кролика и у норки может быть очень значительной (Иоганссон, 1948 и 1958). В норководстве немалое значение имеет и величина животных: крупные шкурки стоят дороже, чем мелкие. Наследуемость величины туловища лежит между 30 и 50%, что представляет хорошие возможности для укрупнения животных путем племенного отбора. Большое значение имеет также плодовитость. Принято считать, что держать самку, которая в первый год не забеременела, или самца, который за то же время не выполнил ни одной садки, экономически невыгодно. Риск, что это может повториться в будущем году, слишком велик. Наследуемость величины помета, однако, весьма невелика (примерно 10%). В начале случного сезона животные не должны быть ожиревшими, но в хороших кондициях.

Чтобы племенная работа была успешной, необходимо вести точные записи о датах случек и рождения, смертности в пренатальный период и т. д., то есть те записи, по которым можно было бы без труда установить происхождение каждого животного в отдельности. Кроме того, необходимо вести учет продуктивности животных. Кроликов, например, взвешивают на различных периодах роста, что позволяет определить их величину и скорость роста. При разведении ангорских кроликов необходимо вести индивидуальный учет сбора пуха. В норководстве важнейшим фактором является оценка нюансов окраски и качества меха к началу сезона заготовки пушнины в поябре. Можно рекомендовать также взвешивать приплод в определенных возрастах для учета динамики роста. На основе собранного таким образом материала определяется племенная ценность животных. Этот же материал кладется также в основу испытаний самцов по потомству.

ЛИТЕРАТУРА

- Ali K. T., The heritability of, and the effects of some environmental factors on the birth weight, the weaning weight and the grease fleece weight of sheep. Doct. Thesis, University of Minnesota, Referat in *Anim. Breed. Abstr.*, 21, 271, 1952.
Barton R. A., Is age of parents important in sheep? *Nature*, 168, 37, 1951.
Berlincourt S., A propos du sang, du tempérament, du fond et de la trempe, *Landw. Jahrbuch der Schweiz*, 60, 1—26, 1946.
Bernier P. E., Taylor L. W., Gunns C. A., The relative effects of inbreeding and outbreeding on reproduction in the domestic fowl, *Hilgardia*, 20, 529—628, 1951.

- Blackwell R. L., Henderson C. R., Variation in fleece weight, weaning weight and bearth weight of sheep under farm conditions, *J. An. Sci.*, 14, 831—843, 1955.
- Borrego J. W., Correlations in milk sheep, *Anim. Breed. Abstr.*, 21, No. 1773, 1953.
- Brody S. u. Ragsdale A. C., Evaluating the efficiency of dairy cattle, *Missouri Agr. Exp. Sta. Res. Bull.*, 351, 1935.
- Brumby P. J., Monozygotic twins and dairy cattle improvement, *Anim. Breed. Abstr.* 26, 1—12, 1958.
- Brüggemann H., Trappmann F., Der Versuch einer neuzeitlichen Prüfung von Bullenmüttern, *Z. Tierzucht. u. Züchtungsbiol.*, 71, 1—31, 1958.
- Brüggemann H., Trappmann F., Grothe P., Der Versuch einer neuzeitlichen Prüfung von Bullenmüttern, *Z. Tierz. u. Züchtungsbiol.*, 68, 256—287, 1956.
- Brunner W., Untersuchungen über die Arbeitsleistung des schweizerischen Zugpferdes (Jurapferd), Diss. ETH. Zürich, 1942.
- Büchi H. F., Untersuchungen über das verschobene Geschlechtsverhältnis, die Intersexualität und die Fruchtbarkeit bei der Milchziege, *Z. Tierzucht. u. Züchtungsbiol.*, 69, 30—90, 1957.
- Casida L. E. u. a., The meat-type steer: A symposium presented before the annual meeting of the Amer. Soc. Animal. Prod. 1956, *J. Anim. Sci.*, 16, 224—248, 1957.
- Чашкин И., Мироненко М., Молочная продуктивность кобыл Киргизии, «Коневодство», 16, 19—23, 1955, *Anim. Breed. Abstr.*, 23, No. 1575, 1955.
- Clausen H., 26. Beretning om sammenlignende forsøg med svin fra statsanerkendte Avlscentre, *Beretning fra Forsøgslaboratoriet*, København, 176, 44, 1938.
- Clausen H., Nørtoft Thomsen R., 40 og 41. Beretning om sammenlignende forsøg med svin fra statsanerkendte Avlscentre, *Beretning fra Forsøgslaboratoriet*, København, 267, 9—12, 44—45, 1953.
- Clausen H., Nørtoft Thomsen R., 42. Beretning om sammenlignende forsøg med svin fra statsanerkendte Avlscentre, *Beretning fra Forsøgslaboratoriet*, København, 273, 35, 1954.
- Clausen H., Nørtoft Thomsen R., 44. Beretning om sammenlignende forsøg med svin fra statsanerkendte Avlscentre, *Beretning fra Forsøgslaboratoriet*, København, 288, 53, 1956.
- Clausen H., Gerwig C., Schweinezucht und Schweineleistungsprüfungen unter besonderer Berücksichtigung dänischer Versuchsergebnissen, *Schriften der Schweiz. Vereinigung f. Tierzucht*, Nr. 20, 5—13, 35, 1955.
- Clausen H., Gerwig C., Die Schweinezucht, die Erhebung der Fruchtbarkeits- und Aufzuchtleistung und die Durchführung von Nachkommenprüfungen, Mast- und Schlachtleistungsprüfungen an Schweinen in den nord- und südeuropäischen Ländern, *Tagung der FAO und FEZ*, København, 1957.
- Cliff-ton C. M., Ely F., Ludwick T. M., Donoho H. R., Permanence of type, ratings in young Holstein heifers, *J. Dairy Sci.*, 41, 114—119, 1958.
- Cohrs P., Angeborene, aber nicht erbliche Krankheiten der Haustiere, *Züchtungskunde*, 29, 418—426, 1957.
- Collins E. V., Caine A. B., Testing draft horses, *Agr. Exp. Sta., Ames. Iowa*, 1926.
- Добрынин В. П., О молочном коневодстве. «Коневодство», 13, 33—44, 1953, *Anim. Breed. Abstr.*, 21, No. 1592.
- Doney J. M., Problems of hill sheep improvement, *Anim. Breed. Abstr.* 24, No. 1171, 1956.
- Dumont B. L., Die Zerlegung des «pan traité». Bericht an der Studientagung der FEZ, Siena, 1953.
- Edwards J., A method of evaluating progeny test results, *Rep. Production Division Milk Marketing Board*, 4, 1953.
- Engeler W., Biologische und züchtungstechnische Untersuchungen aus der schweizerischen Rinderzucht, *Schweiz. Landw. Monatshefte*, 17, 1—20, 1939.
- Fawson W. M., Yao T. S., Cook A. C., Heritability of growth, beef characters and body measurements in milking Shorthorn steers, *J. Anim. Sci.*, 14, 208—217, 1955.
- Flade I. E., Wachstum und Entwicklung beim Pferd—eine Betrachtung über die Fohlenaufzucht, *Tierzucht*, 11, 1—7, 1957.
- Fredeén H. T., Genetic aspects of Canadian bacon production, *Dept. of Agriculture, Ottawa*, 889, 27—29, 1953.
- Fredeén H. T., Crossbreeding an swine production, *Anim. Breed. Abstr.* 25, 344, 1957.
- Fredeén H. T., Bowman G. H., Stothart J. G., Appraisal of certain methods for evaluation of ham quality, *Can. J. Agr. Sci.*, 35, 91—94, 1955.
- Galema A., Wool quality, fleece weight, and meat type and their mutual relationship in the improved Texel sheep, *Anim. Breed. Abstr.*, 24, 1139, 1956.
- Glazener E. W., Jull M. A., Rate of feathering and ten-week body weight observations in strains differing in shank length, *Poultry Sci.*, 25, 433—439, 1946.
- Gotink W. M., Meens M. C. C. M., Spruyt J., Stegenga T., The artificial insemination of pigs, *Anim. Breed. Abstr.*, 26, 70, 1958.
- Gregory P. W., The potential and actual fecundity of some breeds of rabbit, *J. Exp. Zool.*, 62, 271, 1932.
- Hafez E. S. E., The influence of environment and heredity on the breeding season of the ewe, *Experientia*, 7, 353—354, 423, 1951.

- Hafez E. S. E., Studies on the breeding season and reproduction on the ewe, *J. Agr. Sci.*, 42, 189—205, 1952.
- Hansson A., The physiology of reproduction in mink (*Mustela vison*. Schreb.) with special reference to delayed implantation, *Acta. Zool.*, 28, 1—136, 1947.
- Harvey W., Lush J. L., Genetic correlation between type and production in Jersey cattle, *J. Dairy Sci.*, 35, 199—213, 1952.
- Hays F. A., Variability in egg weight in Rhode Island Reds, *Massachusetts Agr. Exp. Sta. Bull.*, 411, 1944.
- Hazel L. N., Lamoureux W. E., Heritability, maternal effects and nicking in relation to sexual maturity and body weight in White Leghorns, *Poultry Sci.*, 26, 508—514, 1947.
- Horn A., Sebestyén G., The inheritance of body weight and fleece weight in Hungarian Combining Wool Merinos, *Anim. Breed. Abstr.*, 26, 60, 1956.
- Hyatt G., Tyler W. J., Variations in type ratings of individual Ayrshire cows, *J. Dairy Sci.*, 31, 71—79, 1948.
- Hyatt G., Tyler W. J., Conklin C. T., The relationship between type ratings of Ayrshire females as young heifers and as cows, *J. Dairy Sci.*, 32, 375—380, 1949.
- Jenni E., Die bisherigen Ergebnisse der Leistungsprüfungen für Zuchtleistungen in Avenches, *Landw. Jahrbuch der Schweiz*, 62, 471—490, 1948.
- Johansson I., Oestrus and mating in the Silver Fox, *Annals Agric. Coll. of Sweden*, 9, 239—263, 1941.
- Johansson I., Ärtlighet och kaninavel. Kaninskötsel. S. 13—83, Sthlm. 1948.
- Johansson I., Parningsmetodens inflytande på standardminkens avlsresultat, *Vår Pälldjur*, 3, 48—54, 1953.
- Johansson I., The heritability of milk and butterfat yield, *Anim. Breed. Abstr.* 18, 1—12, 1950.
- Johansson I., Leistungskontrolle und Nachkommenbeurteilung in der Schweinezucht. Deutsche Akad. d. Landwirtschaftswissenschaften, Berlin, *Tagungsbericht*, 8, 87—92, 1957.
- Johansson I., Minkavel. Jord., gröda, djur. 14, 179—186, 1958.
- Johansson I., Inavelns tillämpning på minken, *Vår Pälldjur*, 4, 58—60, 1958.
- Johansson I., Korkman N., A study of the variation in production traits of bacon pigs, *Acta Agric. Scand.*, 1, 68, 1950.
- Johansson I., Korkman N., Heritability of the udder proportions in dairy cows, *Hereditas*, 38, 131—157, 1952.
- Johansson I., Robertson A., Progeny Testing in the breeding of farm animals, *Publ. No. 2, comptes-rendus des 2ème journées d'étude de la FEZ*, Utrecht, 1951.
- Johansson I., Venge O., Relation of the mating interval to the occurrence of superfoetation in the mink, *Acta Zool.*, 32, 255—258, 1951.
- Jones J. M., Warwick B. L., Philipps R. W., Spencer D. A. u. andere, Inheritance of skinfolds of sheep, *J. Anim. Sci.*, 5, 154—169, 1946.
- Jonsson P., Fredén H. T., Genic variance and covariance in Danish Landrace Swine as evaluated under a system of individual feeding of progeny test groups, *Z. Tierzücht. u. Züchtungsbiol.*, 70, 357, 1957.
- Jonsson P., Estimates of heritabilities and genetic and phenotypic correlations of certain production characters in the Danish Landrace Pig, *Acta Agric. Scand.*, 8, 95, 99, 1958.
- Jonsson P., Sammenligning mellem holdfodring og individuel fodring samt en belysning af eventuel vekselvirkning mellem arv og milieu. Личное соотношение, 1958.
- Kaleff B., Der Hausbüffel und seine Züchtungsbiologie im Vergleich zum Rind, *Z. Tierzücht. u. Züchtungsbiol.*, 51, 131—178, 1942.
- Karam H. A., Multiple birth and sex ratio in Rahmani-sheep, *J. Anim. Sci.*, 16, 990—997, 1957.
- Karam H. A., Chapman A. B., Pope A. L., Selecting lambs under farm flock conditions, *J. Anim. Sci.*, 12, 148—164, 1953.
- Kidwell J. F., McCormick J. A., The influence of size and type on growth and development of cattle, *J. Anim. Sci.*, 15, 109—118, 1956.
- King J. W. B., The use of testing stations for pig improvement, *Anim. Breed. Abstr.*, 23, 347—349, 1955.
- King J. W. B., The heritability of carcass traits in British Bacon Pigs., *Brit. Soc. Anim. Prod.*, 1957.
- Kleiber M., Mead S. W., Body size and milk production, *J. Dairy Sci.*, 25, 127—134, 1941.
- Knapp B. J., Clark R. T., Revised estimates of heritability of economic characteristics in beef cattle, *J. Anim. Sci.*, 9, 582—592, 1950.
- Koch M. R., Clark R. T., Genetic and environmental relationships among economic characters in beef cattle I and II, *J. Anim. Sci.*, 14, 775—791, 1955.
- Koch M. R., Clark R. T., Influence of sex, season of birth and age of dam on economic traits in range beef cattle, *J. Anim. Sci.*, 14, 386—397, 1955.
- Langlet J., Über Fruchtbarkeit bei Schafen, *Züchtungskunde*, 7, 219—229, 1932.
- Langlet J., Genetische Beobachtungen an grauen Karakuls, *Z. Tierzücht. u. Züchtungsbiol.*, 58, 242—257, 1949.

- Lauprecht E., Über der Erblichkeitsanteil beim Schwein. *Bericht über ein Referat in der Schweinezuchtkommission der FEZ*, Luzern, 1954.
- Lerner I. M., Asmundson V. S., Cruden D. M., The improvement of New Hampshire fryers, *Poultry Sci.*, 26, 515—524, 1947.
- Lerner I. M., Cruden D. M., The heritability of egg weight: the advantages of mass selection and of early measurements, *Poultry Sci.*, 30, 34—41, 1951.
- Le Roy H. L., Der Selektionsindex, ein Hilfsmittel für die künstliche Selektion. Diss. ETH Lürich, 1955.
- Le Roy H. L., Erfolgreiche Tierzucht — Eine Frage der Zuchtwertheurteilung und der Umweltgestaltung, *Schweiz. Lexikon f. d. Landwirtschaft*, 1958.
- Le Roy H. L., Die Abstammungsbewertung, *Z. Tierzücht. u. Züchtungsbiol.*, 71, 328—378, 1958.
- Lörtscher H., Variationsstatistische Untersuchungen an Leistungserhebungen in einer British-Friesian-Herde, *Z. Tierzücht u. Züchtungsbiol.*, 39, 257—362, 1937.
- Lörtscher H., Die Grundlagen der Remontierung und ihre Wirkung auf die Bestandesveränderung und den züchterischen Fortschritt in der schweizerischen Nutztierzucht, *Schweiz. Landw. Monatshefte*, 12, 279—290, 1942.
- Lush J. L., Family merit and individual merit as bases for selection, *Am. Nat.*, 81, 241—261, 362—379, 1947.
- Lush J. L., Shearer P. S., Culbertson C. C., Zit. nach W. W. Smith, *Pork Production*, third edition, the MacMillan Company New York. Bul. 380. Iowa Station, 1939.
- Lush J. L., Lamoreux W. F., Hazel L. N., The heritability of resistance to death in the fowl, *Poultry Sci.*, 25, 406, 1948.
- Mason I. L., Performance recording in beef cattle, *Anim. Breed. Abstr.*, 19, 1—24, 1951.
- Mason I. L., Dassat P., Milk, meat and wool production in the Langhe Sheep of Italy, *Z. Tierzücht. u. Züchtungsbiol.*, 62, 197—234, 1954.
- Mason I. L., The genetics of milk and meat production in the Sopravissana (Upper Visso) sheep of Italy, *Z. Tierzücht. u. Züchtungsbiol.*, 71, 315—327, 1958.
- Menzi M., Statistische Untersuchung über die Genauigkeit einzelner Erhebungsmethoden bei der Bestimmung des mittleren Eigewichtes einer Henne, *Arch. Geflügelkunde*, 10, 249—270, 1956.
- Mihalka T., The limits to which body weight should be increased to raise fleece weight, *Anim. Breed. Abstr.*, 26, 831, 1957.
- Morley F. A. W., Selection for economic characters in Australian Merino Sheep, *Anim. Breed. Abstr.*, 20, 1704, 21, 1323, 1324, 1777, 22, 1542, 23, 1228, 24, 688, 1955.
- Nehler G. M., Untersuchungen über den Herdenumtrieb und die Nutzungsdauer in der Rinderhaltung unter Berücksichtigung der Milch- und Fleischleistung und die züchterischen Konsequenzen, *Z. Tierzücht. u. Züchtungsbiol.*, 67, 105—146, 1956.
- Nurettin A., Selahattin E., Der heutige Stand der Pferdezucht in Arabien, *Z. Tierzücht. u. Züchtungsbiol.*, 33, 13—38, 1935.
- Olsen M. W., Haynes S. K., Egg characteristics which influence hatchability, *Poultry Sci.*, 28, 198—201, 1949.
- Pearson P. B., Winchester C. F., Harvey A. L., Recommended nutrient allowances for horses, Rpt. Committee Anim. Nutrition. Agr. Branch, Div. of Biol. and Agr., National Res. Council, Washington 25, D. C., 1949.
- Planovsky L., The relation between body weight, age and wool production in Merino sheep selected in the normal way, *Anim. Breed. Abstr.*, 26, 834, 1957.
- Rae A. L., Genetic variation and covariation in productive character of New Zealand Romney Marsh Sheep, *Anim. Breed. Abstr.*, 20, 357, 1950.
- Rae A. L., Chang T. S., Some aspects of the inheritance of fertility in sheep, *Anim. Breed. Abstr.*, 24, 160, 1955.
- Rae A. L., Crossbreeding of sheep, *Anim. Breed. Abstr.*, 20, 197—207, 1952.
- Rendel J., Heritability of multiple birth in sheep, *J. Anim. Sci.*, 15, 193—201, 1956.
- Reeve E. C. R., Robertson F. W., Factors affecting multiple births in sheep, *Anim. Breed. Abstr.*, 21, 211—224, 1953.
- Roberts E., Carroll W. E., Zit. nach W. W. Smith, *Pork production*, third edition, the MacMillan Company New York. Bul. 489. Iowa Station, 1942.
- Robertson E., Lerner I. M., The heritability of all-or-none traits: Viability of poultry, *Genetics*, 34, 395—411, 1949.
- Röttgermann W., Untersuchungen über die Nutzungsdauer Rotbunter Tieflandrinder des Westfälischen Rinderstammbuches im Münsterland, *Z. Tierzücht. u. Züchtungsbiol.*, 62, 1—32, 1954.
- Scott H. M., Warren D. C., The relation of total weight and the weight of the component parts of the egg to hatching power, *Poultry Sci.*, 20, 75—78, 1941.
- Shelby C. E., Clark R. T., Woodward A. R., The heritability of some economic characteristics of beef cattle, *J. Anim. Sci.*, 14, 372—385, 1955.
- Shelton M., Miller J. C., Magee W. T., Hardy W. T., A summary of four years work in ram progeny and performance testing, *J. Anim. Sci.*, 13, 215—288, 1954.
- Shoffner R. N., The reaction of the fowl to inbreeding, *Poultry Sci.*, 27, 448—452, 1948.

- Shoffner R. N., Sloan H. J., Heritability studies in the domestic fowl, *Official Rpt. Eight World's Poultry Congress*, Copenhagen, 269—281, 1948.
- Sidwell M. G., Some aspects of twin versus single lambs of Narajo and Narajo crossbred ewes, *J. Anim. Sci.*, 15, 202—210, 1956.
- De Simone V., Maule J. P., Leroy A. M., Charlet P., Production et Commercialisation de la Viande, *FEZ Publ.*, 4, 99, 1953.
- Slen S. B., Peters H. F., Myhr P. I., The relationship of clean fleece weight to body weight in range sheep, *J. Agr. Sci.*, 34, 198—202, 1954.
- Sugai K., Nagasawa H., Studies on the wool yield of sheep. II. On clean wool yield variations among body regions and prediction of the clean wool yield of the entire fleece of the Corriedale sheep, *Anim. Breed. Abstr.*, 26, 842, 1957.
- Terril C. E., Hazel L. N., Heritability of face covering and neck folds in Range Rambouillets lambs as evaluated by scoring, *J. Anim. Sci.*, 5, 172—179, 1946.
- Turner N. N., Measurement as an aid to selection in breeding sheep for wool production, *Anim. Breed. Abstr.*, 24, 87—118, 1956.
- Tyler W. J., Hyatt G., The heritability of official type ratings and the correlation between type rating and butterfat production of Ayrshire Cows, *J. Dairy Sci.*, 31, 63—70, 1948.
- Urick J., Flower A. E., Willson F. S., Shelby C. E., A genetic study in steer progeny groups during successive growth periods, *J. Anim. Sci.*, 16, 217—223, 1957.
- Venge O., Experiments on forced interruption of the copulation in mink, *Acta Zool.*, 37, 287—304, 1956.
- Venge O., Auswirkungen der vorgeburtlichen Entwicklung auf Lebenskraft und Leistungsfähigkeit, *Züchtungskunde*, 29, 409—418, 1958.
- Venge O., Fröhlich A., Semen production in different breeds of rabbit, II. *Acta Agric. Scand.*, 1, 291—300, 1951.
- Вильчинский А. Д., Переменное скрещивание как метод эффективного повышения рабочих качеств лошадей, «Коневодство» 1, 11—14, 1955.
- Walton A., Hammond J., The material effects on growth and conformation in Shire Horse-Shetland Pony crosses, *Proc. Roy. Soc. London. Series B*, No 840, 125, 311—335, 1938.
- Warwick B. L., Cartwright T. L., Heritability of gain in young growing beef cattle, *J. Anim. Sci.*, 14, 363—371, 1955.
- Weber F., Die statistischen und genetischen Grundlagen von Körpermessungen am Rind, *Z. Tierzücht. u. Züchtungsbiol.*, 69, 225—260, 1957.
- Wilson W. O., Viability of embryos and of chicks in inbred chickens, *Poultry Sci.*, 27, 727—735, 1948.
- Winnigstedt R., Lebens- und Nutzungsdauer in der nordwestdeutschen Rinderzucht, *Züchtungskunde*, 20, 193—209, 1948/49.
- Wussow W., Hartwig W., Untersuchungen über die Trächtigkeitsdauer und die Verteilung des Geschlechtsverhältnisses in den verschiedenen Jahreszeiten beim Kaltblutpferd in Sachsen-Anhalt, *Tierzucht*, 7, 196—200, 1953.
- Yao T. S., Simmons V. L., Scott R. G., Heritability of fur characters and birth weight in Karakul lambs, *J. Anim. Sci.*, 12, 431—439, 1953.
- Zelink J., The effect of milking wool-type Merinos on the quantity and quality of their wool, *Anim. Breed. Abstr.*, 26, 844, 1957.
- Ziegenhagen G., Untersuchungen über das Problem der Nutzungsdauer von Rindern im Angler Zuchtgebiet, *Z. Tierzücht. u. Züchtungsbiol.*, 59, 331—383, 1951.

ГЛАВА ШЕСТНАДЦАТАЯ

Современное состояние и перспективы племенного животноводства

Проф. д-р И. Иоганссон

*Институт генетики домашних животных
Королевской сельскохозяйственной высшей школы Швеции, Уппсала*

Говоря об успехах, достигнутых в улучшении домашних животных, следует отметить, что улучшать породы удавалось еще задолго до того, как началось теоретическое изучение этого вопроса. Ничего удивительного в этом нет, так как известные знания приобретаются и на практике. Сын учится на успехах и неудачах отца, а тот, в свою очередь, учился у деда, и таким образом накапливается в известной степени опыт поколений. Однако раньше не знали, почему какое-либо мероприятие влечет за собой совершенно определенные последствия, и это давало повод ко всякого рода измышлениям, как, например, вера в «обглядывание» и телегонию, а также к суевериям, в особенности если это связано с воспроизводительными функциями животных и появлением болезней. Здесь естественнонаучное исследование совершило полный переворот во взглядах животноводов на различные проблемы. И если даже не все явления можно удовлетворительно объяснить с научной точки зрения, их пытаются все же обосновать. Если корова приносит уродливого теленка или она не стельная, крестьяне обращаются за советом уже не к шарлатанам, а к зоотехникам и ветеринарным врачам.

Отбор на племя ведется уже в течение тысячелетий среди различных видов домашних животных. Человеком выведено много новых пород, приспособленных к его потребностям. Приспособление к местным условиям могло, конечно, происходить главным образом путем естественного отбора. Лишь в XVIII в. естественнонаучное исследование начало оказывать влияние на сельское хозяйство, в связи с чем возросла заинтересованность к проблемам разведения домашних животных. К этому же времени относятся замечательные успехи Роберта Бэкавелла, у которого нашлось много последователей. Имена некоторых из них сохранились, другие были забыты. Знание основ кормления и содержания домашних животных, пополнившееся после проведения химических и физиологических исследований, имело большое значение для селекции, так как успех разведения зависит от взаимодействия и согласованности трех факторов: кормления, наследственности и условий внешней среды.

В XIX в. начали организовываться животноводческие союзы и появились первые племенные книги различных пород. И несмотря на то, что при занесении в племенные книги слишком большое значение придавалось «чистоте породы» и длинным родословным, введение этих книг способствовало ликвидации неразберихи в племенном деле, а организация животноводческих союзов повышала заинтересованность животноводов.

На протяжении всего XIX в. оценка животных производилась главным образом по их внешнему виду. Возможно, что такой оценкой можно было ограничиться при разведении животных на мясо и на получение от них

шерсти. Однако этого было явно недостаточно для оценки молочности и яйценоскости. Конечно, многие животноводы вели учет удоев у принадлежавших им животных, а в отдельных хозяйствах и взвешивали их. Организация молочно-контрольного объединения в Дании (1895) явилась большим событием для животноводов. Такие объединения возникли вскоре в большинстве стран, производящих молоко. Другой ценной инициативой Дании было создание в 1907 г. первой станции по контролю за откормом свиней. В Швеции официальный учет числа поросят в помете при рождении и контрольное взвешивание помета в возрасте 3 недель начали вести с 1923 г. Испытания быков-производителей на основе удойности их дочерей проводятся в Дании примерно с 1900 г., а в 1945 г. там были организованы первые станции по испытанию быков по новой форме. Испытания продуктивности проводились также в овцеводстве и в мясном скотоводстве.

В 1879 г. в Австрии, согласно Менеру и Рауху, было сконструировано первое контрольное гнездо для несушек. В США такое гнездо было запатентовано в 1899 г., очевидно, совершенно независимо от европейских авторов. Скачки и результаты испытаний лошадей можно назвать, пожалуй, первыми проводимыми публично испытаниями производительности. Результаты этих испытаний использовались в племенном деле и имели очень большое практическое значение. Напротив, измерение тягового усилия и выносливости рабочих лошадей не приобрело такого большого практического значения, несмотря на то, что они проводились разными методами и дали определенные результаты.

Характерным для животноводства XX в. было, пожалуй, постоянное стремление заменить или хотя бы усовершенствовать нередко весьма субъективную оценку животных по экстерьеру возможно более точным измерением различных видов продуктивности. При этом проведение испытаний продуктивности стремились поручить незаинтересованным лицам, которые специально назначались для этой цели. Материалы испытаний использовались не только для оценки животных, но и для статистического анализа влияния различных факторов на изменчивость испытываемых признаков. Испытания продуктивности сыграли исключительно большую роль в прогрессе животноводства.

В течение первых двух десятилетий XX в. экспериментальные исследования в области генетики не оказывали почти никакого влияния на животноводство. Интерес к генетике домашних животных ограничивался относительно малым значащими качественными признаками, наследование которых не так уж редко совпадало с менделевской схемой. Когда несколько позднее была предпринята попытка применить эти правила расщепления к хозяйственно важным количественным признакам, например к молочности и яйценоскости, то она окончилась полной неудачей. На этом основании животноводы-практики пришли к выводу, что современное учение о наследственности довольно интересно, однако едва ли применимо к разведению сельскохозяйственных животных, в котором поэтому ничего не нужно менять. Способность оценить животное рассматривалась как нечто прирожденное, доступное лишь немногим избранным. Сильнее всего эта точка зрения была распространена среди коневодов, где она временами проявляется до сих пор. В том, что существуют определенные общие законы, которые могут быть использованы для оценки племенных качеств всех видов животных, а также в селекции и при выборе системы спаривания, далеко не все были убеждены. В ту эпоху большое значение придавалось экстерьеру животных, «благородству» их типа, форме головы, масти и отметинам и делались попытки унифицировать по этим признакам стада и породы животных. Нередко эти попытки основывались на том, что с уменьшением генетически обусловленной изменчивости внешних признаков уменьшится и изменчивость продуктивности.

Если оценка некоторых внешних признаков предполагала известный опыт, то специальных знаний требовалось при этом относительно немного. Ничего не знали о взаимосвязи между внешними и внутренними призна-

ками. В последние десятилетия наступили значительные изменения, и сейчас ученые, разрабатывающие теорию разведения домашних животных, едва ли могут пожаловаться на отсутствие интереса к научным проблемам со стороны животноводов-практиков. Скорее есть повод сожалеть о том, что средства, отпускаемые на экспериментальные исследования, недостаточны для того, чтобы можно было более тщательно изучить и полнее удовлетворить все актуальные запросы практического животноводства.

I. Успехи, достигнутые в повышении продуктивности животных

За последние 50 лет значительно повысилась и продуктивность животноводства и качество продукции в соответствии со спросом и требованиями рынка. Проиллюстрируем это на примерах. У всех молочных пород скота

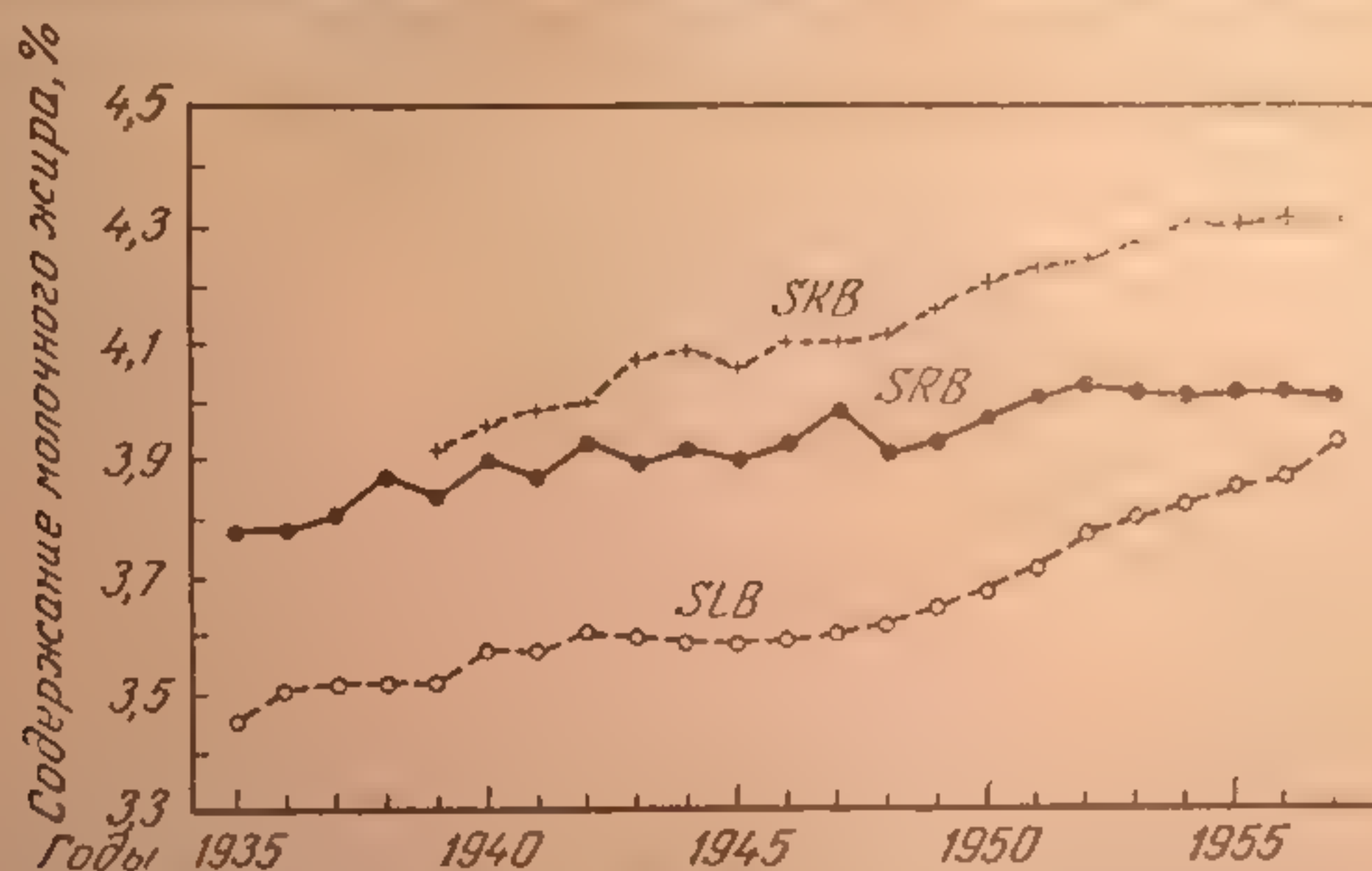


Рис. 185. Изменения в содержании молочного жира у трех пород крупного рогатого скота Швеции — черно-пестрой (SLB), красно-пестрой (SRB) и комолой (SKB), 1935—1957 гг.

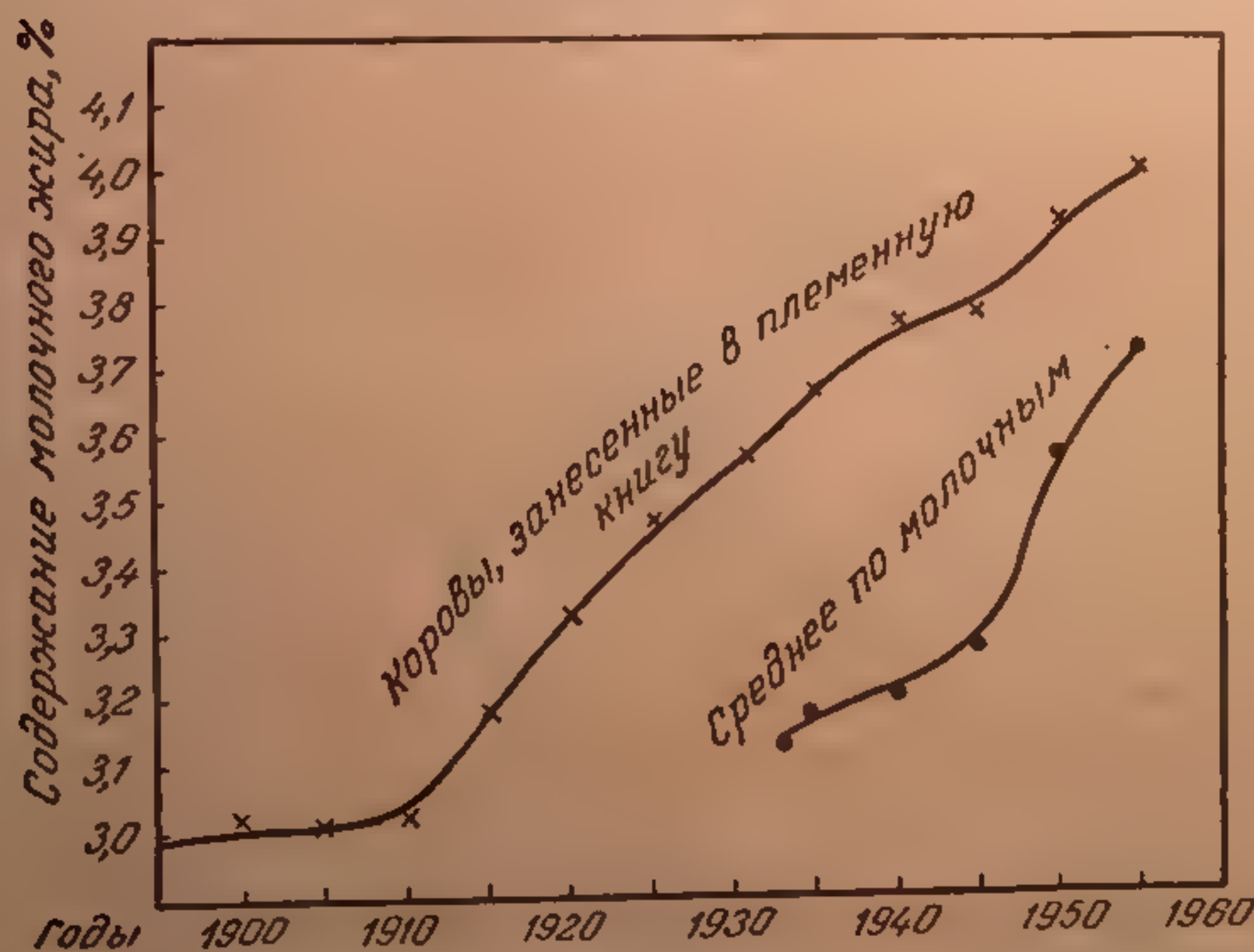


Рис. 186. Возрастание процента жира в молоке у черно-пестрого скота Голландии за период с 1895 по 1955 г.

значительно повысилась средняя молочная продуктивность. Это повышение произошло главным образом за счет улучшения условий кормления и содержания, и трудно, если не совсем невозможно, решить, какую роль здесь сыграла работа по улучшению пород. Влияние улучшающей работы с породой легче определить в отношении жирномолочности, так как последняя в отличие

от молочности труднее поддается изменениям. Как возросло среднее содержание жира в молоке у всех поставленных на контроль коров шведских пород за период с 1935 по 1957 г., показано на рисунке 185. В военные 1940—1945 гг. продуктивность их снизилась вследствие ухудшения кормления. На содержание жира это оказало незначительное влияние. Повышение содержания жира было самым большим (около 0,5%) у черно-пестрого скота. В Голландии средний процент жира в молоке у коров, занесенных в племенную книгу, повысился с 3,03% в 1895 г. до 4,04% в 1955 г. По всей стране он повысился (средний показатель по молочным) с 3,14% в 1933 г. до 3,73% в 1957 г. (рис. 186). Средний удой на одну корову повысился за это время с 3260 до 3985 кг. Очевидно, что в повышении жирномолочности племенной отбор сыграл большую роль, чем условия кормления.

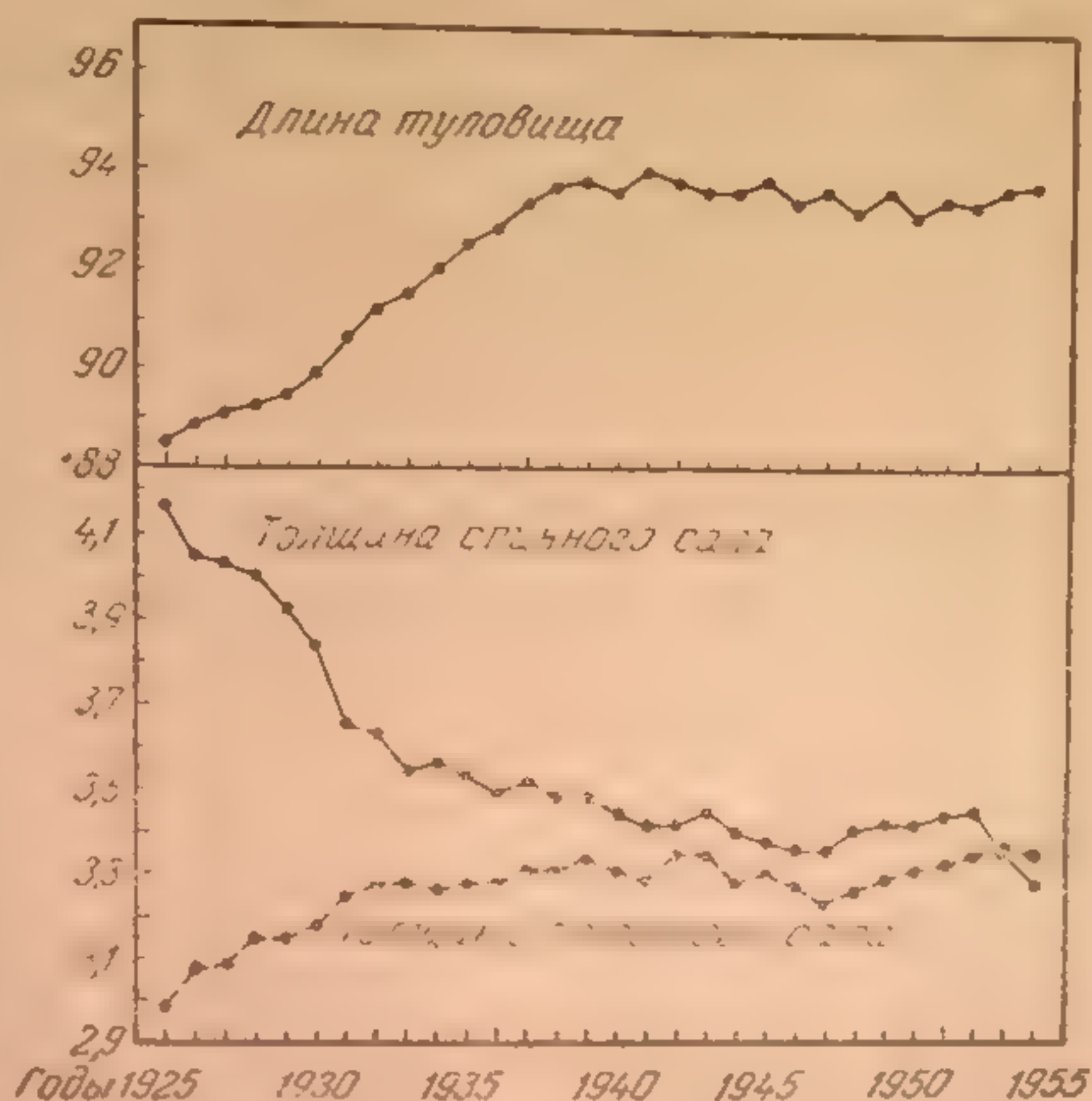


Рис. 187. Изменения длины туловища, а также толщины спинного и брюшного сала (см) у свиней породы датский ландрас, находившихся на контрольном откорме в период 1925—1955 гг. Животных забивали по достижении ими 90 кг живого веса (по Клаузену, 1955).

Изменение некоторых показателей за период с 1925 по 1955 г. у свиней породы датский ландрас, находившихся на контрольном откорме, показано на рисунке 187. Убойный вес свиней все это время был приблизительно одинаковый (90 кг). Длина ту-

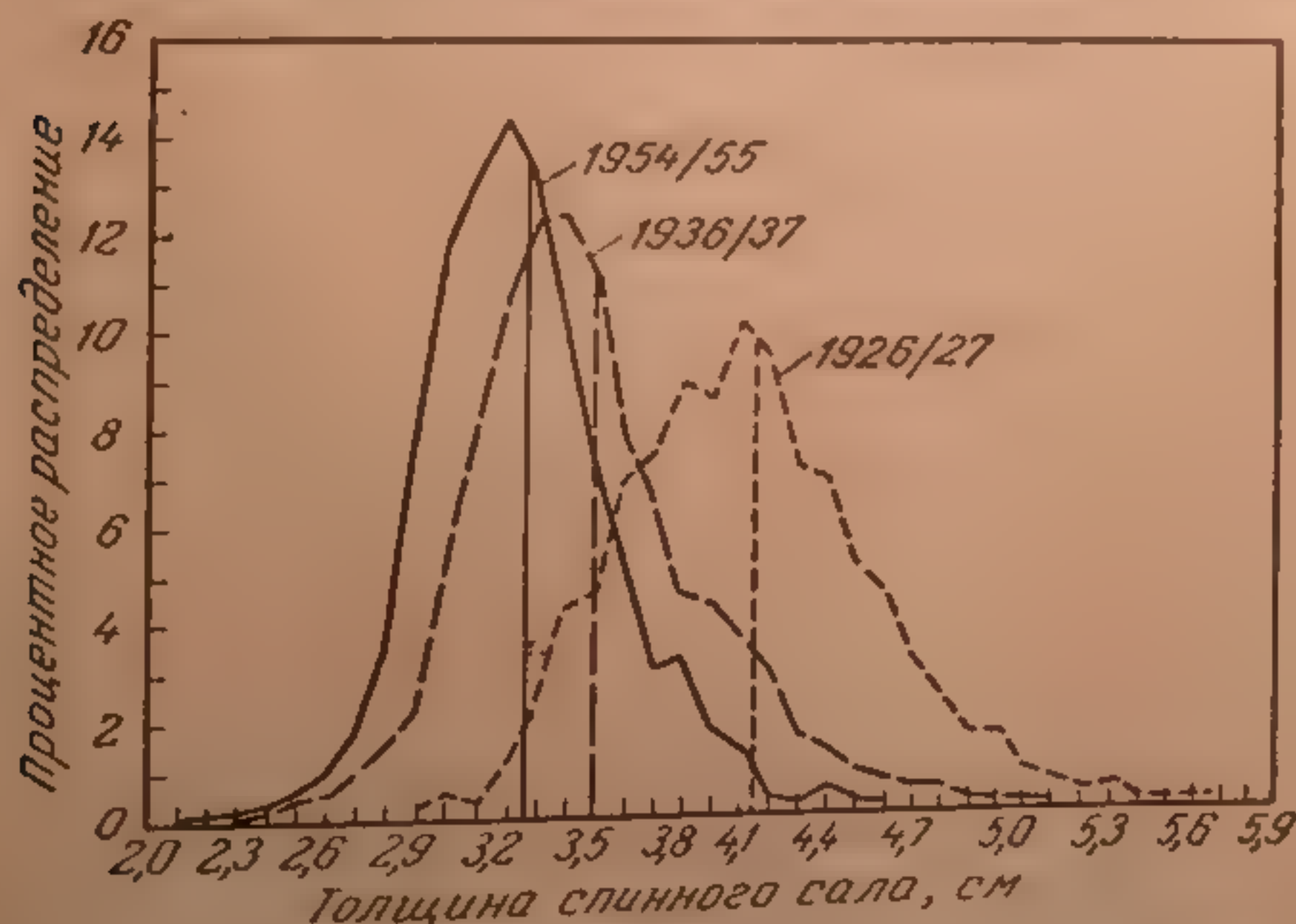


Рис. 188. Изменчивость толщины спинного сала у свиней породы датский ландрас, находившихся на контрольном откорме в 1926/27, 1936/37 и 1954/55 гг. Средняя толщина сала в 1926/27 г. составляла 4,05 см, а в 1954/55 г. — 3,26 см. Изменчивость заметно уменьшилась. Животных забивали по достижении ими 90 кг живого веса (по Клаузену, 1955).

ловища увеличивалась примерно до 1940 г. и впоследствии осталась на том же уровне, так как этот уровень считался оптимальным и к получению более длинных животных больше не стремились. Толщина спинного сала уменьшилась, а брюшного, наоборот, увеличилась, особенно в период с 1925 по 1933 г. Однако и позднее отмечались некоторые изменения этих показателей, в результате чего за последние годы определилась тенденция к более мощному отложению жира на животе. Как изменилась за то же время толщина спинного сала у свиней, поставленных на контрольный от-

корм, показано на рисунке 188. Рассеивание уменьшилось с 0,44 см в 1926—1927 гг. до 0,33 см в 1951—1953 гг. Одновременно улучшились скорость роста и эффективность использования корма. В 1929—1930 гг.

расход корма на 1 кг привеса составил 3,39 скандинавской корм. ед., а в 1953—1954 гг. лишь 3,03 корм. ед. (К л а у з е н, 1955). Снижение потребления корма на 1 кг привеса объясняется, по-видимому, меньшим отложением жира и лучшим составом корма. Изменение типа свиней (длина туловища, толщина спинного и брюшного сала) обусловлено преимущественно племенным отбором, хотя улучшение кормления также оказало определенное влияние. По данным Л а ш а (1951), средняя яйценоскость кур в США возросла с 90 яиц в начале 30-х годов до 175 в 1950 г., то есть почти на 100%. В Швеции яйценоскость кур возросла со 112 яиц в 1939 г. почти до 165 яиц в 1955 г. И здесь речь идет о сочетании влияния улучшенной наследственности и условий окружающей среды. Не подлежит сомнению, что довольно большую роль сыграла работа по улучшению породы.

Возможности дальнейшего повышения продуктивности домашних животных посредством племенного отбора безусловно еще не исчерпаны. Генетическая изменчивость всех важнейших продуктивных признаков животных все еще значительна. Если вести отбор по одному признаку, то через определенное число поколений мы достигнем такого уровня развития этого признака, когда селекционный эффект уже прекращается. Если же селекция ведется одновременно по нескольким признакам и, кроме того, принимается во внимание плодовитость и жизнеспособность животных, то такой опасности практически не существует. Генетическую изменчивость в случае надобности можно повысить путем скрещивания. Не надо забывать, что условия, в которых животные должны проявить свою продуктивность, меняются так же, как и требования рынка; поэтому отбор должен быть направлен на то, чтобы целые популяции животных постоянно приспосабливались к изменившимся условиям. В связи с этим перед селекционерами всякий раз встают все новые и новые задачи, и процесс улучшения домашних животных никогда не может считаться завершенным.

II. Исследовательская работа

Современная наука о наследственности домашних животных изучает различные проблемы. О результатах генетических исследований, получивших большое практическое значение, мы уже упоминали ранее. Предсказать, в какой области будет сделано следующее открытие, важное для практики животноводства, не представляется возможным. Эпохальные открытия делаются главным образом в чистых науках, практикой проверяется лишь их прикладное значение. Для примера назовем молодую отрасль науки, занимающуюся изучением ионизирующего излучения. Генетиками было исследовано влияние этого излучения на хромосомы половых клеток с целью индукции различного рода мутаций. В растениеводстве этим способом пользуются для получения новых сортов культурных растений. Можно ли пользоваться этим способом и в животноводстве для улучшения пород домашних животных, в данный момент сказать нельзя. Для этого нужно провести предварительно широкие опыты на лабораторных животных (мышах, крысах, морских свинок и кроликах). Здесь мы встречаемся со значительно большими трудностями, нежели селекционеры-растениеводы и генетики, работающие с дрозофилой. Искусственное вызывание полиплоидии является в настоящее время важным вспомогательным средством в улучшении сортов растений; можно ли пользоваться и в какой мере соответствующими методами при улучшении пород домашних животных, еще не выяснено. Многие, очевидно, склонны предполагать, что таких возможностей нет. Это предположение может быть и неверным. Механизм наследования и структурные изменения хромосом у домашних животных изучены еще недостаточно полно, что объясняется связанными с этим техническими трудностями. Исследование К н у д с е н о м (1954) спермиоцитогенеза у быков с нормальной плодовитостью и с приобретенными нарушениями сперматогенеза можно счи-

тать началом использования цитотехники в разрешении актуальных проблем племенной работы.

Уже сейчас можно с уверенностью сказать, что научные исследования будут приобретать все большее значение в решении проблем практического животноводства. В первую очередь упомянем о достижениях популяционной генетики, так как лишь после применения ее методов можно было поставить зоотехническую работу на научную основу. Соединение генетики с биометрией, которое связывают с именами Р. А. Фишера и С. Райта, позволило начать изучение механизма наследования количественных признаков с целью их улучшения и анализировать эффективность различных методов селекции и систем спаривания. Большая предварительная работа по изучению возможностей применения методов популяционной генетики в практике племенной работы была проделана Дж. Л. Лангем и его многочисленными учениками в Государственном колледже штата Айова. Его книга «Планирование животноводства», первое издание которой вышло в 1938 г., является важной вехой на пути к рациональному улучшению домашних животных. Эта работа подтверждает, что «лучшая практика — это хорошая теория». Этим, однако, вовсе не сказано, что следует безоговорочно, без дальнейшей проверки принимать все вычисленные ранее и опубликованные в специальной литературе коэффициенты наследуемости для отдельных признаков. Возможны ошибки, причины которых не выяснены; возможно, что расчеты велись на основе отселекционированного материала, возможно также, что недостаточно принимались во внимание корреляции, обусловленные окружающей средой. Однако эти ошибки не снижают ценности метода, с помощью которого путем анализа вариаций и ковариаций можно определить изменчивость, обусловленную различными факторами. Этот метод до сих пор остается единственным методом, которым можно пользоваться в тех случаях, когда нельзя провести генный анализ. Для рационального планирования животноводства необходимо знать не только наследуемость отдельных признаков, но и корреляцию между теми признаками, по которым ведется отбор. Кроме того, нужно знать, в какой мере фенотипическая корреляция обусловлена наследственностью и в какой факторами окружающей среды. Определить эти соотношения значительно труднее, чем вычислить наследуемость, главным образом из-за невозможности учесть источники ошибок, связанные с систематическими влияниями факторов окружающей среды. Необходимо провести более углубленные исследования в этой области.

Результат статистического анализа полевого материала или материала контрольных станций нельзя считать окончательным результатом исследования, так как он показывает только средний эффект известных причин вариации в популяции в тех условиях среды, которые господствовали во время испытаний и измерения соответствующих признаков. Между тем условия окружающей среды могут в относительно короткий отрезок времени заметно измениться, может измениться и генетический состав популяции, хотя это и потребует более длительного времени. Если мы разделим общую изменчивость какого-либо признака на изменчивость, обусловленную генетически, и ту часть, которая обусловлена факторами окружающей среды, то получим лишь грубые приблизительные данные, с одной стороны, потому, что здесь не принимается во внимание эффект нелинейного взаимодействия между генотипом и средой, а с другой — потому, что все влияния окружающей среды и ошибки измерения не дифференцируются. Однако по полученным результатам можно в известной степени судить о том, какую роль в изменчивости признака играет наследственность. Здесь тем не менее нельзя ограничиваться только коэффициентами наследуемости, необходимо изучить и биологические взаимосвязи, а это требует проведения специальных экспериментальных исследований.

Для оценки эффективности различных методов селекции и систем спаривания необходимы также экспериментальные исследования: одного абстрактного анализа недостаточно. Часто первые модельные опыты выгод-

нее проводить на лабораторных животных, например на дрозофиле, которую без особых затрат можно размножить в большом количестве. Некоторые гипотезы можно затем проверить на мышах, крысах, морских свинках, а также на кроликах или курах, чтобы уже впоследствии выяснить, какова будет реакция более крупных домашних животных. Блестящие работы С. Р а й т а по вопросам оценки эффективности различных систем спаривания свидетельствуют о больших возможностях, открывающихся при сочетании индуктивного и дедуктивного методов исследования. Опыты на морских свинках сыграли здесь исключительно важную роль. «Мы должны изучать наследственность, хотя и с помощью математики, но не заменять ее математикой», писал И о г а н с е н в своей и поныне актуальной книге «Элементы точного учения о наследственности» (И е н а, 1926).

В настоящее время ощущается острая потребность в более тщательном изучении значения нелинейных эффектов взаимодействия в различных условиях окружающей среды, то есть знания специальной племенной ценности животных при различных комбинациях спаривания, с одной стороны, и взаимодействия «генотип — среда» — с другой.

Очень ценным и перспективным методом является метод изучения близнецов. Его особая ценность заключается в том, что при изучении влияния факторов внешней среды на один или несколько признаков он позволяет полностью исключить генетические различия между подобными группами. Практически однояйцевые близнецы встречаются только у крупного рогатого скота, что в свое время было доказано проф. К. К р о н а х е р о м. Он же показал, что монозиготность может быть установлена на основе морфологических признаков, и утверждал, что на однояйцевых близнецах крупного рогатого скота можно также исследовать нелинейное взаимодействие между генотипом и различными факторами окружающей среды. Важно также знать, при каких обстоятельствах нужно учитывать эффект этого взаимодействия при племенном отборе. Изучением близнецов начали заниматься многие опытные станции различных стран мира. К одной из важных отраслей науки о наследственности домашних животных относится изучение групп крови (см. главу V). Иммуногенетической методикой можно пользоваться для установления отцовства и диагностики монозиготности у близнецов крупного рогатого скота. Но особо важное значение она получила при исследованиях генетических различий между породами, группами и линиями, а также при изучении эффективности различных систем спаривания. С помощью иммуногенетической методики можно отчасти определить, каких результатов можно ожидать от скрещивания. Гетерозисный эффект был установлен для различных локусов групп крови у кур. Если, кроме того, выяснится, что гены групп крови влияют еще и на жизнеспособность и продуктивность животных, или сцеплены с генами, обуславливающими эти признаки, то практическое значение иммуногенетики еще более возрастет.

III. Практические рекомендации

Повышение продуктивности животноводства (в расчете на одну голову), характерное для нашего века, и особенно для последних десятилетий, было достигнуто путем сочетания племенного отбора с улучшением условий внешней среды. Попытки повысить продуктивность стада лишь путем проведения племенного отбора без улучшения условий кормления и содержания животных оказывались в большинстве случаев тщетными. С другой стороны, самым лучшим кормлением и содержанием нельзя добиться высоких показателей от животных, не обладающих наследственными задатками высокой продуктивности. Для дальнейшего повышения продуктивности необходимо оптимальное сочетание племенной работы, условий кормления и содержания. Это понятно большинству животноводов, несмотря на то, что они не всегда придерживаются этого правила. Так как генотип особи в отношении ее продуктивности может быть лучше выявлен в лучших условиях внешней среды,

то значение рационального кормления и содержания при проведении определенной программы разведения еще более возрастает. Здесь следовало бы оговориться, что рациональное кормление и содержание в нашем понимании не означает вовсе, что из животных надо выжимать максимальную продуктивность: мы вкладываем в это понятие эффективную и экономически выгодную продуктивность животных с точки зрения ее продолжительности и перспективности. Действия племенного отбора и условий среды должны всегда сочетаться даже в тех случаях, когда имеется в виду сохранение здоровья и нормального физиологического состояния животных.

В пределах больших популяций работа по улучшению животных, как правило, более эффективна. Причин этому много. В мелких стадах возможности отбора сильно ограничены; кроме того, владельцы этих стад из-за неустойчивого финансового положения не могут покупать хороший племенной материал и не всегда обладают достаточными специальными знаниями в области планирования животноводства. Так, на некоторых крупных американских птицефермах в качестве экспертов-селекционеров работают специалисты-генетики. Более мелкие предприятия могут улучшить свои возможности при условии взаимного сотрудничества. Как на пример такого сотрудничества можно указать на случные пункты для лошадей, общества по содержанию быков-производителей, хряков и баранов. Еще большее значение для такого сотрудничества имеет искусственное осеменение животных, получившее за последние 20 лет широкое распространение. В Западной Европе применяется пока только искусственное осеменение коров, но уже имеются предпосылки к тому, что вскоре оно получит широкое применение и в свиноводстве. В Швеции самое крупное общество по искусственному осеменению коров обслуживает 54 тыс. голов, а в США имеются еще более крупные объединения. Работа 33 шведских обществ по осеменению коров, обслуживающих всего 575 тыс. голов, контролируется одной государственной организацией. Подобные организации существуют и в других странах.

При испытаниях быков-производителей по потомству на основе данных молочного контроля искусственное осеменение имеет большие преимущества по сравнению с естественным спариванием. В этом случае мы можем провести первичные осеменения в более сжатые сроки, что, в свою очередь, сокращает и сроки испытаний; кроме того, эти испытания можно провести на гораздо большем числе дочерей испытуемых быков, и, наконец, дочери испытуемых быков будут, как правило, получены не от специально подобранных, а от рядовых коров, находящихся в разных стадах. Два последних обстоятельства в значительной степени способствуют надежности испытания. Наиболее ценные, прошедшие испытания быки могут быть использованы в значительно большем масштабе. В связи с тем что маточный материал каждого общества по искусственному осеменению заносится в картотеку, это позволяет, с одной стороны, выбирать быков от самых лучших коров, а с другой — разделить лучший племенной материал на несколько групп, чтобы для пользовательных целей в ротационных скрещиваниях использовать каждый раз высокоценных матерей и друг другу производителей. Это позволит избежать неродственных маткам и может дать известный эффект гетерозиса. Однако для нормальной деятельности подобных организаций необходимо тщательное планирование и контроль. Еще большие возможности для использования только хороших производителей дает метод глубокого охлаждения семени. Как долго сохраняется при этом оплодотворяющая способность семени, окончательно не выяснено, во всяком случае, рассчитывают на довольно продолжительное время. Таким образом, семя от более молодых быков можно будет хранить до тех пор, пока не закончатся испытания их по потомству, на основании которых будет сделано заключение о их племенной ценности. В районах с большими сезонными колебаниями в отелах техника глубокого охлаждения семени позволит лучше использовать быков.

Были высказаны мнения, что метод глубокого охлаждения семени можно использовать для создания так называемого резервуара

генов существующих ныне пород домашних животных. В процессе работы над улучшением породы последняя теряет, по-видимому, некоторые желательные гены. Их нужно вновь ввести в популяцию, пользуясь при искусственном осеменении замороженным семенем, которое может в таком состоянии храниться в течение десятилетий или даже столетий.

Надежды животноводов на получение большого числа телят от лучших коров путем искусственного вызывания полновуляции и пересадок оплодотворенных яйцеклеток не оправдались. Возможно, что улучшение методики даст более благоприятные результаты. Полновуляция может быть вызвана инъекцией гормонов (Марден, 1953). Оказалось также, что оплодотворенную яйцеклетку можно извлечь из матки живой коровы (Дзуик и др., 1958); до сих пор, однако, пересадку яйцеклеток удавалось осуществлять только оперативным путем. Чтобы эта методика получила практическое значение, нужно настолько усовершенствовать технику, чтобы можно было не только извлекать оплодотворенные яйца у животных-допоров, но и переносить их другим животным, не прибегая к лапаротомии.

Получим ли мы какие-либо преимущества от длительного хранения глубоко охлажденного семени, сомнительно. Неясно также, чего можно достичь вызыванием полновуляции и пересадкой оплодотворенных яйцеклеток у крупных домашних животных. Но в том, что искусственное осеменение открывает новые возможности, не приходится сомневаться. В обществе по искусственному осеменению племенную работу можно спланировать более рационально, чем в отдельном стаде, и дать ей экономически здоровое направление, освободив от формализма и интересов рекламы. Добиться этого можно только при условии компетентного и тщательного планирования всей племенной работы. Желательно планировать племенную работу и в тех обществах, где еще не перешли на искусственное осеменение животных и где племенная работа ведется, следовательно, внутри небольших популяций. Однако чем больше потомства получают от отдельных особей, тем важнее вести рациональный отбор среди этих особей и использовать их в выгодных комбинациях при спаривании. Сильное сокращение числа мужских особей несет в себе не только возможности прогресса, но и известную опасность.

В данной книге мы попытались изложить в широкой и доступной форме результаты особо важных для планирования и организации животноводства исследований, а также обобщить опыт, накопленный в практике разведения. Разумеется, авторы отнюдь не считают эти результаты или положения окончательными, а рассматривают их лишь как этапы на пути к еще более глубокому познанию биологических предпосылок и возможностей разведения домашних животных.

Не следует забывать, что ни менделевские законы расщепления, ни коэффициенты наследуемости не дают ответа на то, что получится в каждом отдельном случае, а лишь показывают, чего можно ожидать в среднем от большего числа спариваний. Следовательно, мы имеем дело с вероятностями, величина которых должна определяться от случая к случаю. Каждый специалист, занимающийся планированием животноводства, должен вкладывать в это дело все накопленные человечеством знания, учитывая при этом местные условия и особенности хозяйства.

Л И Т Е Р А Т У Р А

- Clausen Hj., Züchterische Maßnahmen zur Verbesserung von Mastleistung und Schlachtkualität beim Schwein, *Landw. Angw. Wissenschaft*, 48, 5—39, 1955.
- Dzuik P. J., Donker J. D., Nichols J. R., Petersen W. E., Problems associated with the transfer of ova between cattle, *Minnesota Agr. Exp. Station Techn. Bull.*, 222, 1958.
- Knudsen O., Cytomorphological investigations into the spermatogenesis of bulls with normal fertility and bulls with acquired disturbances in spermiogenesis, *Acta Path. Microbiol. Scand. Suppl. C* 1, 1954.
- Lush J. L., Genetics and animal breeding. Genetics in the 20th Century, 493—525, 1951.
- Mearden W. G. R., The hormone control of ovulation in the calf, *J. Agr. Sci.*, 43, 1953.

УКАЗАТЕЛЬ КНИГ

Нумерации в указателе соответствует номер ссылки в тексте

1. *Asdell S. A.*, Patterns of mammalian reproduction. Ithaca N. Y., 1946.—2. *Ash-ton E. D.*, Milk and butterfat recording, Techn. Communication. 3 Commonwealth Bureau of Dairy Sci. and Techn. Edinb., 1956.—3. *Bartsch O.*, Züchtungs- u. Vererbungslehre für Geflügelzüchter. Berlin, 1956.—4. *Beatty R. A.*, Parthenogenesis and polyphody in mammalian development. Cambridge, 1957.—5. *Berge S.*, Svineavl. Oslo, 1949.—6. *Bonadonna T.*, Блане А., см. гл. 2 Руководства по разведению животных, т. I. М., 1963.—7. *Brachet J.*, Chemical embryology. New York, 1950.—8. *Braun W.*, Bacterial genetics. Philadelphia, 1953.—9. *Braun H.*, *Hofmeier K.*, *Holzhausen G.*, Die Vererbungsfrage in der Lehre von der Immunität gegen Infektionskrankheiten, Handb. d. path. Mikrobiol., Bd. 1. Jena, 1929.—10. *Burns M.*, The genetics of the dog, Techn. Common. 9. Edinb., 1952.—11. *Castle W. E.*, Mammalian genetics, Harvard Univ. Press, 1940.—12. *Cochrane E. R.*, The milk cow in England. A plea for constructive breeding, 1944.—13. *Crew F. A. E.*, The factors which determine sex, Physiology of reproduction. London, 1952.—14. *Darwin Ch.*, The variation of animals and plants under domestication. London, 1875.—15. *Dechambre P.*, La vache laitière. Paris, 1945.—16. *Disselhorst R.*, *Löwe H.*, Die Beurteilungslehre des Pferdes. Berlin, 1940.—17. *Dochner H.*, Handb. der Schafzucht u. Schafhaltung. Bd. 1. Berlin, 1939.—18. *Дёнер X.*, см. гл. 6 Руководства по разведению животных, т. I. М., 1963.—19. *Duerst J. U.*, Grundlagen der Rinderzucht. Berlin, 1931.—20. *Elberg S. S.*, Factors affecting resistance to infection, An. Rev. Microbiol. 10, Stanford, Cal.—21. *Engel-ler W.*, Die Entwicklung des Herdbuchwesens unter dem Einfluss der Lehren von der Verer- bung und Züchtung bei den landw. Haustieren. Bern., 1936.—22. *Eriksson K.*, Hereditary forms of sterility in cattle. I. Lund, 1943.—23. Методы разведения крупного рогатого скота, свиней и птицы в США. М., 1961.—24. *Fangauf R.*, Amerikanische Geflügelzücht- methoden. Berlin, 1953.—25. *Fraser A.*, Sheep farming. London, 1947.—26. *Fraser A.*, Sheep husbandry. London, 1947.—27. *Fröhlich G.*, *Spöttel W.*, *Tänzer E.*, Wollkunde. Ber- lin, 1929.—28. *Goldschmidt R.*, Theoretical genetics. Cambridge, 1955.—29. *Gowen J. W.*, Inheritance of immunity in animals, An Rev. Microbiol., 2. Stanford, Cal. 1948.—30. *Gowen J. W.*, Genetics and disease resistance. New York, 1951.—31. *Grove Wiesmann P.*, Die Zucht des Renntrabers in Westdeutschland, Arb. aus d. deutschen Tierzucht, II. 25. Hilstrup, 1950.—32. *Grüneberg H.*, The genetics in the mouse. Cambridge Univ. Press. 1943.—33. *Grüneberg H.*, Animal genetics and medicine. London, 1947.—34. *Hadorn E.*, Letalfaktoren in ihrer Bedeutung für Erbpathologie und Genphysiologie der Entwicklung. Stuttgart, 1955.—35. *Hammond J.*, Growth and development of mutton qualities in the sheep. Edinb., 1932.—36. *Hammond J.*, Farm animals. London, 1952.—37. *Heizmann E.*, Die Untugenden des Pferdes und ihre Behandlung. Leipzig, 1937.—38. *Hill A. B.*, The inheritance of resistance to bacterial infection in animal species. Med. Res. Council, Spec. Rep. 196. London, 1934.—39. *Hutt F. B.*, Genetics of the fowl. New York, 1949.—40. *Jespersen J.*, *Clausen H.*, Svineavl. og Svinehold. Kopenhagen, 1950.—41. *Johansson W.*, Arvelighed København, 1918.—42. *Johansson I.*, Husdjurslära, Del. I. Stockholm, 1950.—43. *Johansson I.*, *Claesson O.*, Factors affecting the composition of milk. Progress in the physiology of farm animal, Vol. 3. London, 1957.—44. *Jull M. A.*, Poultry breeding. New York, 1952.—45. *Justinus I.*, Allgemeine Grundsätze zur Vervollkommnung der Pferde- zucht, 1815.—46. *Koch P.*, *Fischer H.*, *Schumann H.*, Erbpathologie d. landw. Haustiere. Berlin, 1957.—47. *Krallinger H.*, Angewandte Vererbungslehre für Tierzüchter. Stuttgart, 1954.—48. *Kronacher C.*, Allgemeine Tierzucht. Berlin, 1934.—49. *Kronacher C.*, Genetik und Tierzüchtung, Handb. d. Vererbungswiss., III. Berlin, 1934.—50. *Krunitz J. G.*, Oekonomisch-technische Enzyklopädie, Die Rinderviehzucht. Berlin, 1815.—51. *Larsson E. L.*, Ärftliga fel hos svenska nötkreatur. Stockholm, 1952.—52. *Lerner I. M.*, Population genetics and animal improvement. Cambridge, 1950.—53. *Lerner I. M.*, Genetic homeosta- sis. Edinburgh, 1954.—54. *Leroy A. M.*, Le mouton. Paris, 1948.—55. *Li C. C.*, Population genetics. Univ. of Chicago Press, 1955.—56. *Lush J. L.*, Animal breeding plans. Ames Iowa, 1945.—57. *Lush J. L.*, The genetics of populations. Ames, Iowa, 1951.—58. *Makino S.*, An atlas of the chromosome numbers in animals. Ames, Iowa, 1951.—59. *Malecot G.*, Les mathematiques de l'Heredité. Paris, 1948.—60. *Martiny B.*, Die Zucht-Stammbücher aller Länder. Bremen, 1883.—61. *Miller W. G.*, *Robertson E. D. S.*, Practical animal husbandry.

London, 1952.—62. *Müntzing A.*, Ärfthighetsforskning. Stockholm, 1953.—63. *Nachtsheim H.*, Vom Wildtier zum Haustier. Berlin, 1949.—64. *Nathusius H. v.*, Vorträge über Viehzucht und Rassenkenntnis. Berlin, 1890.—65. *Peters W. H.*, *Deyoe G. P.*, Raising livestock. New York, 1946.—66. *Pickard J. N.*, *Crew F. A. E.*, The scientific aspects of rabbit breeding. London, 1931.—67. *Pott E.*, Der Formalismus in der landw. Tierzucht. Stuttgart, 1899.—68. *Prosch V.*, Husdyravlens almindelige love. Köpenhavn; 1861.—69. *Race R. R.*, *Sanger R.*, Blood groups in man. Oxford, 1954.—70. *Rae A. L.*, The genetics of the sheep. Advances in genetics, 8. New York, 1956.—71. *Rau G.*, Die Beurteilung des Warmblutpferdes. Anl. d. deutschen Gesellsch. f. Züchtungskunde. Berlin, 1942.—72. *Rhoad A. O.*, Breeding beef cattle for unfavorable environment. Austin, 1955.—73. *Rice V. C.*, *Andrews F. N.*, *Warwick E. J.*, Breeding better livestock. New York, 1953.—74. *Rice V. C.*, *Andrews F. N.*, *Warwick E. J.*, *Legates J. E.*, Breeding and improvement of farm animals. New York, 1957.—75. *Roemer*, *Scheibe*, *Schmidt*, *Woermann*, Handbuch der Landwirtschaft, Bd. IX. Berlin, 1953.—76. *Römer R.*, Die Fütterung des Geflügels. Berlin, 1955.—77. *Schmidt J.*, *Patow C. v.*, *Kliesch J.*, Züchtung, Ernährung und Haltung der landw. Haustiere. Berlin, 1945.—78. *Schmidt J.*, *Kliesch J.*, *Goerttler V.*, Lehrbuch der Schweinezucht. Berlin, 1956.—79. *Settegast H.*, Die Individualpotenz-Lehre und die Rassedoktrin. Berlin, 1861.—80. *Shackelford R. M.*, Genetics of the ranch mink. USA, 1957.—81. *Sharp L. W.*, Fundamentals of cytology. London, 1943.—82. *Shrode R. R.*, *Lush J. L.*, The genetics of cattle. Advances in genetics. I. New York, 1947.—83. *Smith W. W.*, Pork Production. New York.—84. *Smith W. H.*, The occurrence of the double-muscled characters in beef cattle. Manhattan, Kansas, 1949.—85. *Снэпп Р.*, Мясное скотоводство, М., 1956.—86. *Sonnenbrodt A.*, Erbfehler und Erbkrankheiten bei Schafen. В кн.: *Oppermann T.*, Lehrbuch der Krankheiten des Schafes. Hannover, 1950.—87. *Tukey J. W.*, Causation, regression and path analysis. В кн.: Statistics and mathematics in biology. Ames, Iowa, 1954.—88. *Uppenborn W.*, Pferdezüchtung und Pferdehaltung. Offenbach a. M., 1951.—89. *Vries de H.*, Die Mutationstheorie. Leipzig, 1901—1903.—90. *Waddington G. H.*, Principles of embryology. New York, 1956.—91. *Warren D. C.*, Practical poultry breeding. New York, 1953.—92. *White M. J. O.*, Animal cytology and evolution. Cambridge, 1954.—93. *Wiener A. S.*, Blood groups and transfusions. Springfield, 1946.—94. *Winters L. M.*, Animal breeding. New York, 1948.—95. *Bumm M.*, см. гл. 5 Руководства по разведению животных, т. I. М., 1963.—96. *Wrangel G. G.*, Das Buch vom Pferde. Stuttgart, 1895.—97. *Wriedt Chr.*, Arvelaeren og den økonomiske husdyravl. Oslo, 1926.—98. *Yapp W. W.*, *Nevens W. B.*, Dairy cattle. New York, 1948.—99. *Zorn W.*, Die Futtermittelverwertung als Leistungs- und Zuchtziel, Minden i. W., 1949.—100. см. [23].

ОГЛАВЛЕНИЕ

ЧАСТЬ I

ОБЩИЕ ОСНОВЫ РАЗВЕДЕНИЯ ДОМАШНИХ ЖИВОТНЫХ

| | |
|---|-----|
| Предисловие к русскому изданию | 5 |
| Глава первая. Исторический обзор теорий и методов разведения до XX в., проф. д-р С. Берге | 9 |
| I. Теории и методы разведения животных до 1900 г. | 9 |
| Древние и средние века (до XVII в.) | 11 |
| Восемнадцатый век | 12 |
| Учение о константности (первая половина XIX в.) | 14 |
| Теория устойчивости | 15 |
| Учение об индивидуальной потенции | 16 |
| Формализм в разведении домашних животных | 17 |
| II. История племенных книг | 19 |
| III. Понятие о породе | 21 |
| IV. Поверья и заблуждения | 21 |
| Глава вторая. Современные представления о материальных основах наслед- ственности, проф. д-р И. Иоганссон, доц. д-р О. Венге | 23 |
| I. Законы наследственности Менделя | 24 |
| Простое менделевское наследование (моногибридное расщепление) | 24 |
| Одновременное расщепление по двум или более парам генов (ди- или поли- гибридное расщепление) | 27 |
| Отклонение числовых соотношений при расщеплении. Взаимодействие генов | 29 |
| Количественные признаки | 33 |
| II. Материальные основы наследственности | 34 |
| Клетка | 35 |
| Митотическое деление | 36 |
| Мейотическое деление | 38 |
| Расположение генов в хромосомах. Сцепление и кроссинговер | 41 |
| Гаметогенез и оплодотворение | 45 |
| Число хромосом у различных видов домашних животных | 49 |
| Определение пола и наследование, сцепленное с полом | 50 |
| III. Мутации | 53 |
| Классификация мутаций | 54 |
| Частота мутаций. Индукция мутаций | 57 |
| Жизнеспособность мутантов | 61 |
| IV. Структура и функция генов | 62 |
| Взаимодействие генов | 65 |
| Взаимодействие генов и внешней среды | 66 |
| V. Внехромосомное наследование | 68 |
| Глава третья. Популяционная генетика и наследование количественных при- знаков, д-р А. Робертсон | 71 |
| I. Популяционная генетика | 71 |
| Наследование, сцепленное с полом | 73 |
| | 547 |

| | |
|--|----|
| Следствия изоляции отдельных групп животных внутри популяции . . . | 74 |
| Метод путевого анализа | 79 |
| II. Наследование количественных признаков | 79 |
| Определение наследуемости | 83 |
| Использование повторных оценок — повторяемость одного и того же признака | 90 |
| Количественная изменчивость в инбредных популяциях | 91 |
| Корреляция между различными признаками | 91 |

Ч А С Т Ь II

НАСЛЕДОВАНИЕ РАЗЛИЧНЫХ ПРИЗНАКОВ У ДОМАШНИХ ЖИВОТНЫХ

| | |
|---|-----|
| Г л а в а ч е т в е р т а я. Масть и отметины, доц. д-р <i>И. Рендель</i> | 98 |
| I. Пигмент | 99 |
| II. Наследование окраски у млекопитающих | 101 |
| Грызуны | 101 |
| Лошадь | 104 |
| Крупный рогатый скот | 106 |
| Овцы | 115 |
| Свиньи | 120 |
| Норка | 124 |
| Лисица | 126 |
| III. Домашняя птица | 127 |
| Куры | 128 |
| Индейки | 130 |
| Гуси и утки | 131 |
| Г л а в а п я т а я. Группы крови, доц. д-р <i>И. Рендель</i> | 133 |
| I. Определения и методика | 133 |
| II. Группы крови у различных видов домашних животных | 135 |
| Лошадь | 135 |
| Крупный рогатый скот | 135 |
| Овцы | 137 |
| Свиньи | 138 |
| Куры | 138 |
| III. Практическое применение | 139 |
| Проверка отцовства | 139 |
| Исследования близнецов | 141 |
| Группы крови и болезни | 143 |
| Изучение структуры породы, изменений степени инбридинга и связанных с этим других проблем | 144 |
| Изучение сцеплений | 145 |
| Г л а в а ш е с т а я. Анатомические и физиологические дефекты, проф. д-р <i>Э. Лаунгрехт</i> | 148 |
| I. Историческая справка | 149 |
| II. Методы изучения наследственных дефектов | 150 |
| III. Изучение типов наследования дефектов | 152 |
| IV. Важнейшие наследственные дефекты разных видов домашних животных | 154 |
| Лошадь | 155 |
| Крупный рогатый скот | 156 |
| Овцы | 161 |
| Козы | 161 |
| Свиньи | 163 |
| Домашний кролик | 165 |
| Пушные звери | 166 |

| | |
|--|-----|
| Домашняя птица | 167 |
| Появление одинаковых наследственных дефектов у разных видов животных | 170 |
| V. Негенетические причины появления дефектов | 172 |
| VI. Общее значение дефектов | 172 |
| Г л а в а с е д ь м а я. Устойчивость к заболеваниям, проф. д-р К. Эрикссон | 174 |
| I. Конституция и устойчивость к заболеваниям | 174 |
| II. Устойчивость к инфекционным болезням | 176 |
| Наследственная устойчивость к инфекционным заболеваниям у лабораторных животных | 177 |
| Врожденная резистентность к инфекционным заболеваниям у кур | 179 |
| Врожденная резистентность к инфекционным заболеваниям у крупных домашних животных | 182 |
| III. Природа приобретенной устойчивости к инфекционным заболеваниям | 184 |
| IV. Наследственная устойчивость и ее роль в борьбе с заболеваниями | 185 |
| Г л а в а в о с ь м а я. Плодовитость, доц. д-р О. Венге | 187 |
| I. Мера плодовитости | 187 |
| II. Бесплодие, приписываемое простым менделирующим факторам | 189 |
| Бесплодие мужских особей | 189 |
| Бесплодие женских особей | 191 |
| III. Интерсексуальность | 195 |
| IV. Плодовитость, определяемая полигенами | 198 |
| Плодовитость мужских особей | 199 |
| Плодовитость женских особей | 200 |
| Эмбриональная смертность | 200 |
| V. Постнатальное развитие | 206 |
| VI. Продолжительность беременности | 208 |
| Г л а в а д е в я т а я. Вымя и молочная продуктивность, проф. д-р И. Иоганссон | 213 |
| I. Вымя и соски | 214 |
| II. Легкость отдачи молока | 219 |
| Факторы, влияющие на отдачу молока | 220 |
| III. Молочность и жирномолочность | 226 |
| Влияние некоторых факторов окружающей среды на молочность и жирномолочность | 228 |
| Введение поправок при расчете продуктивности с целью исключения изменчивости, обусловленной окружающей средой | 237 |
| Генетически обусловленная изменчивость продуктивности | 238 |
| IV. Форма лактационной кривой | 246 |
| V. Ковариации между различными компонентами молока, а также между ними и величиной удоя | 248 |
| Г л а в а д е с я т а я. Тип телосложения, мясная продуктивность и убойные качества домашних животных, проф. д-р Ф. Харинг | 254 |
| I. Телосложение | 254 |
| II. Мясная продуктивность | 266 |
| III. Способность к росту (рост размеров тела) | 266 |
| IV. Интенсивность роста | 270 |
| V. Оплата корма | 273 |
| VI. Убойные качества | 278 |
| VII. Способность к образованию мяса и отложению жира | 280 |
| VIII. Качество и цвет мяса | 283 |
| IX. Консистенция и цвет жира | 284 |
| X. Соотношение между типом телосложения, способностью к откорму и убойными качествами как основа для селекции по мясной продуктивности | 285 |

| | | |
|---|--|-----|
| Глава одиннадцатая. Шерстная продуктивность, качество руна и смушковые свойства шкур, Г. Б. Картер | | 291 |
| I. Наследование веса руна | | 292 |
| II. Наследование признаков, определяющих качество руна | | 296 |
| Извитость | | 297 |
| Волосистость или медулляция волокон | | 298 |
| Качество на ощупь | | 300 |
| Окраска руна | | 300 |
| Признаки, влияющие на качество руна и смушковые свойства ягнят | | 300 |
| III. Детерминанты веса и качества руна | | 303 |
| Глава двенадцатая. Наследование продуктивности у домашней птицы, проф. д-р Х. Хаверман | | 313 |
| I. Яйценоскость (число яиц) | | 313 |
| Индейки | | 322 |
| II. Вес яиц | | 322 |
| Генетические основы | | 325 |
| III. Форма яиц | | 327 |
| IV. Строение скорлупы | | 328 |
| Окраска скорлупы | | 328 |
| Толщина скорлупы | | 329 |
| Структура скорлупы | | 330 |
| V. Внутренние качества яиц | | 331 |
| Белок | | 331 |
| Желток | | 331 |
| Прочие качественные признаки яиц | | 332 |
| VI. Выводимость | | 334 |
| VII. Жизнеспособность | | 335 |
| VIII. Живой вес, интенсивность роста и телосложение | | 337 |
| Глава тринадцатая. Прочие морфологические и физиологические признаки, доц. д-р О. Венге | | 347 |
| I. Морфологические признаки | | 347 |
| Наличие рогов и комолость | | 347 |
| Типы волосяного покрова | | 349 |
| Уши и постановка ушей | | 351 |
| Карликовость | | 351 |
| Форма головы | | 353 |
| Форма и дефекты хвоста | | 353 |
| Ноги и постановка ног | | 354 |
| II. Физиологические особенности | | 355 |
| Врожденная порфирия | | 355 |
| Типы гемоглобина | | 355 |
| Лактоглобулины | | 356 |

ЧАСТЬ III

МЕТОДЫ РАЗВЕДЕНИЯ ЖИВОТНЫХ

| | | |
|--|--|-----|
| Глава четырнадцатая. Методы разведения и селекция, проф. д-р И. Ноганссон | | 359 |
| I. Селекция и селекционный эффект | | 360 |
| Селекция в пределах двух аллельных генов | | 361 |
| Селекция при полигенном наследовании | | 364 |
| Селекция на устойчивость к заболеваниям и другие «пороговые признаки» | | 370 |
| Эффект непрерывной селекции | | 371 |
| II. Миграция, мутация и игра случая | | 376 |

| | |
|---|-----|
| Миграция | 376 |
| Мутации | 380 |
| Генетический дрейф в маленьких популяциях | 380 |
| III. Системы спариваний | 382 |
| Родство и генетический эффект родственных спариваний | 382 |
| Спаривание по фенотипическому сходству или несходству | 385 |
| IV. Инбридинг и скрещивание в свете экспериментальных исследований | 386 |
| Инцухт перекрестноопыляющихся растений и лабораторных животных | 386 |
| Опыты по инбридингу с домашними животными | 386 |
| Теоретические основы инбридинг-депрессии и жизнеспособности помесей | 405 |
| V. Обзор методов разведения, основывающихся на родстве | 406 |
| Чистопородное разведение | 407 |
| Скрещивание | 408 |
| Повторная селекция на эффект гетерозиса | 410 |
| Межвидовая гибридизация | 412 |
| VI. Определение племенной ценности животного | 413 |
| Фенотип пробанда | 414 |
| Происхождение | 416 |
| «Боковые» родственники (семья) | 417 |
| Испытания по потомству | 420 |
| Селекционный индекс | 430 |
| VII. Испытание на нежелательные рецессивные гены | 433 |
| VIII. Разведение животных с точки зрения взаимодействия между генами, а также между генотипом и окружающей средой | 436 |
| IX. Планирование животноводства | 438 |
| Глава пятнадцатая. Планирование и практика разведения различных видов домашних животных, проф. д-р Г. Лёрчер | 444 |
| I. Разведение лошадей | 445 |
| Направления разведения | 446 |
| Основы племенного отбора | 447 |
| Выбор жеребца и кобылы на племя | 451 |
| Способы разведения | 452 |
| Половая зрелость | 453 |
| Жеребость и выращивание жеребят | 455 |
| Меры по дальнейшему улучшению коневодства | 457 |
| II. Разведение крупного рогатого скота | 457 |
| Цели разведения | 458 |
| Половая зрелость и использование на племя | 459 |
| Племенной ремонт и интенсивность отбора | 460 |
| Отбор животных на племя | 460 |
| Показатели отбора | 461 |
| Оценка происхождения | 461 |
| Оценка телосложения животного и его индивидуальной продуктивности | 465 |
| Плодовитость и жизнеспособность | 469 |
| Испытания по потомству | 469 |
| Способы разведения | 473 |
| Ведение племенных книг | 473 |
| III. Разведение овец | 474 |
| Цели разведения | 474 |
| Шерстная продуктивность | 475 |
| Количество и качество шерсти | 475 |
| Плодовитость и мясная продуктивность | 478 |
| Плодовитость | 480 |
| Молочность | 482 |
| Смушковая продукция | 483 |

| | |
|---|-----|
| Половая зрелость и использование на племя | 483 |
| Выбор животных на племя | 485 |
| Способы разведения | 485 |
| IV. Разведение коз | 487 |
| Плодовитость и соотношение полов | 488 |
| Выбор животных на племя | 489 |
| V. Разведение свиней, диплом. инж.-агроном <i>Ц. Гертуис</i> | 490 |
| Цели разведения | 490 |
| Мероприятия по разведению свиней | 497 |
| VI. Разведение домашней птицы, диплом. инж.-агроном <i>М. Менци</i> | 505 |
| Цели и планирование птицеводства | 505 |
| Оплодотворяемость | 505 |
| Выводимость | 506 |
| Смертность цыплят | 507 |
| Возраст к началу яйцекладки | 508 |
| Вес яиц | 509 |
| Прочие качества яиц | 509 |
| Число яиц | 510 |
| Живой вес и оплата корма | 512 |
| Другие важные признаки мясных пород | 513 |
| Условия ремонта стада | 514 |
| Определение племенной ценности | 515 |
| Селекция и подбор пар | 517 |
| Практическое разведение | 518 |
| Типы скрещивания | 521 |
| Централизация испытаний продуктивности | 523 |
| VII. Кролики и пушные звери, проф. д-р <i>И. Иоганссон</i> | 524 |
| Кролик | 524 |
| Нутрия | 527 |
| Шиншилла | 527 |
| Лисица | 527 |
| Норка | 528 |
| К вопросу о разведении кроликов и пушных зверей | 531 |
| Глава шестнадцатая. Современное состояние и перспективы племенного животноводства, проф. д-р <i>И. Иоганссон</i> | 536 |
| I. Успехи, достигнутые в повышении продуктивности животных | 538 |
| II. Исследовательская работа | 540 |
| III. Практические рекомендации | 542 |
| Указатель книг | 545 |

РУКОВОДСТВО ПО РАЗВЕДЕНИЮ ЖИВОТНЫХ, том II.

Редактор и составитель *И. Иоганссон*.

Перевод с немецкого.

Редактор *А. В. Истомина* Художник *А. И. Ременник*. Художественный редактор *Е. И. Вескова*.
Технические редакторы *А. И. Баллод* и *О. Н. Трухина*.
Корректор *М. И. Быньков*.

Сдано в набор 2/VII 1963 г. Подписано к печати 24/IX 1963 г. Формат 70×108/16.
Печ. л. 34,5 (47,26). Уч.-изд. л. 51,74. Изд. № 2165. Заказ № 935. Цена 3 р. 77 к.

Сельхозиздат, Москва, К-31, ул. Дзержинского, д. 1/19.

Московская типография № 5 Мосгоссовнархоза. Москва, Трехпрудный пер., 9.

11. 11. 11.

перспективы и сценарии

ЖИВОТНЫХ

INDEX, TOM II

111.

Главный редактор
Н. Тулкин.

1963 г. Формат 24х30
№ 935. Цена 1 руб.
д. 1 19.
Трехручный с





РУКОВОДСТВО
ПО РАЗВЕДЕНИЮ
ЖИВОТНЫХ

2

3р.77к.

Сельхозиздат.1963

РУКОВОДСТВО
ПО РАЗВЕДЕНИЮ
ЖИВОТНЫХ

РУКОВО
ПО РАЗ
ЖИВОТ

дат. 1963

2

Том 2

ГЕНЕТИЧЕСКИЕ
ОСНОВЫ
ПРОДУКТИВНОСТИ
И СЕЛЕКЦИИ

ГЕНЕТИЧЕ
ОСНОВЫ
ПРОДУКТ
И СЕЛЕКЦ